

Міністерство освіти і науки України
Сумський національний аграрний університет

На правах рукопису

КОВАЛЕНКО ІГОР МИКОЛАЙОВИЧ

УДК 574.581.5

**ЕКОЛОГО-БІОЛОГІЧНІ ВЛАСТИВОСТІ
ТРАВ'ЯНО-ЧАГАРНИЧКОВОГО ПОКРИВУ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ
ПІВНІЧНОГО СХОДУ УКРАЇНИ**

03.00.16 – екологія

Дисертація на здобуття наукового ступеня
доктора біологічних наук

Науковий консультант:
Злобін Юліан Андрійович
доктор біологічних наук,
професор, заслужений діяч науки
і техніки України

Суми– 2016

ЗМІСТ

ВСТУП	7
РОЗДІЛ 1. ЛІСОВІ ЕКОСИСТЕМИ – СТАБІЛІЗУЮЧИЙ КОМПОНЕНТ БІОСФЕРИ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)	16
1.1. Біорізноманітність як основна умова збереження біосфери і природного середовища	16
1.2. Категорії біорізноманітності та її оцінка	18
1.3. Екосистеми та їх різноманітність	21
1.4. Лісові екосистеми – каркас природного середовища	25
1.5. Популяційний рівень біорізноманітності	29
1.6. Трав'яно-чагарничковий ярус – структурно-функціональна частина лісових екосистем Північного Сходу України	33
РОЗДІЛ 2. ОБ'ЄКТ, ПРЕДМЕТ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ	37
2.1. Регіон проведення досліджень (характеристика, обґрунтування)	37
2.2. Досліджувані види рослин, та їх основні біологічні та еколого-фітоценотичні особливості	47
2.3. Геоботанічні методи дослідження	74
2.4. Методи вивчення популяцій. Морфометрія та еколого-ценотичний аналіз	74
РОЗДІЛ 3. СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ	79
3.1. Основні лісоутворювальні деревні породи лісових екосистем Північного Сходу України	79
3.2. Екологічне середовище під наметом лісу	88
3.3. Архітектоніка лісових екосистем	95
3.4. Функціональні зв'язки в лісових екосистемах. Харчові ланцюги і потоки енергії	99
3.5. Лісові трави і процес природного відновлення деревних порід	104
3.6. Лісові фітоценози Північного Сходу України	106
РОЗДІЛ 4. ЛІСОВІ ТРАВИ І ЧАГАРНИЧКИ ЯК ФАКТОР СТІЙКОСТІ	113

ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ

4.1. Життєві форми	113
4.2. Еколого-фітоценотичні стратегії	116
4.3. Функціональні типи рослин трав'яно-чагарничкового ярусу	118
4.4. Фітоценотична обумовленість сезонних ритмів розвитку лісових трав	125
4.5. Фітоценотичні зв'язки лісових трав	132

РОЗДІЛ 5. АДАПТАЦІЯ РЕПРОДУКЦІЇ ВЕГЕТАТИВНО-РУХОМИХ РОСЛИН ДО ЕКОЛОГО-ФІТОЦЕНОТИЧНИХ УМОВ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ

5.1. Репродуктивний процес у рослин лісових екосистем	140
5.2. Екологія і біологія репродукції у основних лісоутворюючих деревних порід Північного Сходу України	142
5.3. Екологія і біологія репродукції у трав і чагарників в лісових екосистемах	146
5.4. Вегетативне розмноження – основний спосіб самопідтримання у видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу	151
5.5. Формування та структура клонів	153
5.6. Генеративне розмноження рослин трав'яно-чагарничкового ярусу	184

РОЗДІЛ 6. ЕКОЛОГІЧНА ОБУМОВЛЕНІСТЬ РОСТУ І

ФОРМОУТВОРЕННЯ У ВЕГЕТАТИВНО-РУХОМИХ РОСЛИН	191
6.1. Морфологічна структура лісових трав Північного Сходу України	191
6.2. Особливості морфогенезу лісових трав	194
6.3. Особливості росту і формоутворення лісових трав Північного Сходу України	202
6.4. Біопродукційні процеси і швидкість росту особин рослин трав і чагарничків в різних типах лісових екосистем	221
6.5. Морфогенез як еколого-фітоценотично обумовлений процес	223

РОЗДІЛ 7. ЕКОЛОГІЧНА РІЗНОМАНІТНІСТЬ ВЕГЕТАТИВНО-РУХОМИХ РОСЛИН	226
7.1. Основні еколого-фітоценотичні особливості вегетативно-рухомих рослин	226
7.2. Екологічні ареали лісових трав у фітоценозах класу QUERCO-FAGETEA Br.-Bl. et Vlieg	226
7.3. Потенційні екологічні оптимуми і реалізовані екологічні ніші в різних типах лісових екосистем на Північному Сході України	246
РОЗДІЛ 8. ЗАКОНОМІРНОСТІ ОРГАНІЗАЦІЇ ПОПУЛЯЦІЙ ВЕГЕТАТИВНО-РУХОМИХ РОСЛИН У ЛІСАХ НА ПІВНІЧНОМУ СХОДІ УКРАЇНИ	257
8.1. Принципи дискретного опису онтогенезу рослин	257
8.2. Онтогенетична структура популяцій рослин	291
8.2.1. Принципи побудови й інтегральної оцінки онтогенетичної структури популяцій у вегетативно-рухомих рослин	291
8.2.2. Трансформація онтогенетичної структури популяцій під впливом екологічних і фітоценотичних факторів	293
8.2.3. Порівняльна характеристика онтогенетичних спектрів популяцій у різних видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем	307
8.3. Віталітетна структура популяцій рослин	309
8.3.1. Принципи і методи аналізу віталітета рослин та їх популяцій	309
8.3.2. Віталітетна структура популяцій вегетативно-рухомих рослин в різних типах лісових екосистем	312
8.3.3. Специфічні особливості віталітета особин і популяцій у клоноутворюючих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу	322
8.4. Збалансованість процесу морфогенезу в особин рослин в різних еколого-ценотичних умовах	325
8.5. Основні особливості віталітетної структури популяцій лісових	328

трав у різних типах лісових екосистем	
РОЗДІЛ 9. ФІТОПОПУЛЯЦІЙНИЙ МОНІТОРИНГ І ПРОГНОЗУВАННЯ СТАНУ ТРАВ'ЯНО-ЧАГАРНИЧКОВОГО ЯРУСУ В ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМАХ	331
9.1. Значення щільності особин в популяціях для їх стійкості у вегетативно-рухомих рослин	331
9.2. Міжвидові відносини в трав'яно-чагарничковому ярусі	333
9.3. Прогноз стану популяцій рослин нижніх ярусів лісових екосистем	347
9.4. Прогнозування розвитку популяцій	358
РОЗДІЛ 10. ПРИНЦИПИ ВИКОРИСТАННЯ РОСЛИННИХ РЕСУРСІВ ЛІСОВИХ УГРУПОВАНЬ, ЗАХОДИ ОХОРОНИ ТА ПІДТРИМКИ	373
10.1. Екологічно оптимізоване користування ресурсами лісу	373
10.2. Методи і прийоми охорони рослин нижніх ярусів лісів Північного Сходу України	378
10.3. Екологічна реставрація нижніх ярусів лісових угруповань	384
10.4. Охорона на видовому і популяційному рівнях	385
ВИСНОВКИ	389
СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ	395
ДОДАТКИ	443
ДОДАТОК А	444
ДОДАТОК Б	458
ДОДАТОК В	460
ДОДАТОК Г	462
ДОДАТОК Д	466
ДОДАТОК Е	467
ДОДАТОК Ж	499
ДОДАТОК З	500

ВСТУП

Актуальність теми. Лісові екосистеми є національним багатством України. Загальна площа лісового фонду складає понад 10 млн. 611,3 тис. га, з них лісопокритої площі – 8,6 млн. га. Лісистість України становить приблизно 16% [346]. Значна частина лісів України розташована в її північно-східній частині. Ці ліси виконують важливу як еколого-стабілізуючу функцію, так і мають значну господарську цінність. Тому всебічному вивченню лісових екосистем, як актуальному напрямку охорони природних ресурсів, приділяється велике наукове значення. Цій проблемі присвячена велика кількість літератури [153, 392, 452, 475 та ін.].

Лісові екосистеми відіграють важливу роль як осередки біорізноманітності у всіх її формах, що неодноразово наголошувалося провідними фахівцями та підтверджено цілою низкою законів України і міжнародними угодами [32, 171, 365]. Лісові екосистеми – це важлива частина загальної біосфери земної кулі і за своєю функціональною значущістю займають одне з перших місць.

Разом з тим, ліси, і зокрема ліси Північного Сходу України, залишаються недостатньо вивченими з огляду на структурно-функціональну цілісність та стійкість як в умовах охорони, так і при господарському використанні. Проте, тільки вивчення лісових екосистем на підставі комплексного підходу може забезпечити екологічно обґрунтоване тривале використання і збереження лісів, яке впливає із законодавства України і робіт провідних фахівців [63, 72, 145, 191].

Лісові екосистеми відрізняються вираженою вертикальною диференціацією рослин, які входять до їх складу, що визначає багатоярусну організацію будь-якого лісового фітоценозу. Нині найбільшу увагу дослідників привертає перш за все ярус деревостану. Але з огляду на функціонування лісу як екосистеми, не менш важлива частина лісового угруповання – це трав'яно-чагарничковий ярус, що є важливою структурною

і функціональною їх частиною. У лісах помірної зони висока видова різноманітність лісових трав і широке варіювання їх життєвих форм та екологічних властивостей є одним із цікавих природних феноменів.

Трав'яно-чагарничковий ярус – це арена напружених конкурентних відносин, більше того, він фактично визначає успішність або неуспішність перших фаз репродукції лісоутворюючих деревних порід, оскільки фаза проростків і дрібного підросту у дерев структурно повністю входить до складу живого надґрунтового покриву лісових екосистем. У зв'язку з цим ключова роль трав'яно-чагарничкового ярусу і рослин, що входять до його складу, неодноразово відзначалася фахівцями-екологами, геоботаніками і лісознавцями [208, 479, 420, 142, 154, та ін.]. Оптимізація популяційних процесів, які відбуваються у трав'яно-чагарничковому ярусі, є важливим інструментом щодо підтримки екологічної цілісності і стійкості лісових екосистем. Живий надґрунтовий покрив лісів виступає важливим індикатором стану екосистеми як біологічної цілісності, її сприйнятливості та стійкості до різного роду природних і антропогенних навантажень.

При всій важливості всебічного монографічного дослідження структурно-функціональної організації трав'яно-чагарничкового ярусу та екології лісових трав і чагарничків ця наукова проблема залишається мало вивченою. Наукові дані фрагментарні і не розкривають у повному обсязі закономірностей формування і функціонування трав'яно-чагарничкового ярусу й екології популяцій рослин, що входять до його складу. Тому функціонування трав'яно-чагарничкового ярусу як структурної складової лісових екосистем є актуальною проблемою не лише в науковому, а й у практичному відношенні.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Робота виконана у відповідності з планами науково-дослідної роботи кафедри екології та ботаніки Сумського національного аграрного університету за темою: «Стан і динаміка фітопопуляцій в екосистемах Північного Сходу

України за умов різного ступеня та характеру антропогенного впливу» (номер державної реєстрації: 0115U007150).

Мета і завдання дослідження. Мета роботи – комплексне еколого-біологічне дослідження трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем Північного Сходу України як внутрішньоекосистемної структури, що визначає стійкість і самопідтримку лісів регіону.

Для досягнення поставленої мети сформульовано наступні завдання:

- у лісових екосистемах Північного Сходу України виділити найбільш характерні фітоценози, проаналізувати видову і біоморфологічну різноманітність рослин нижніх ярусів з урахуванням екології лісоутворюючих деревних порід і виявити її обумовленість еколого-фітоценотичними умовами в наметовому просторі;

- провести підбір групи характерних видів рослин, що відображають структурно-функціональні особливості трав'яно-чагарничкового ярусу і вивчити їх базові біолого-морфологічні та екологічні властивості при зростанні в лісових екосистемах, які відрізняються мікрокліматичними, едафічними екологічними умовами та архітектонікою;

- для виділених вегетативно-рухомих видів рослин встановити закономірності біопродукційного процесу, росту, ритмів фенологічного розвитку і формоутворення в їх обумовленості екологічним середовищем під наметом лісу;

- виявити істотні особливості процесу репродукції в групі вегетативно-рухомих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу і встановити роль генеративного і вегетативного розмноження для адаптації цих видів рослин до зростання в екологічно специфічному піднаметовому просторі лісових екосистем;

- у основних структуроутворюючих видів рослин живого надґрунтового покриву виявити особливості життєвих форм та належність до певних функціональних типів в їх обумовленості екологічними оптимумами та екологічними амплітудами;

- провести детальне дослідження процесу клоноутворення у лісових трав і чагарничків, виявити закономірності будови клонів і встановити ступінь їх трансформації в різних типах лісових екосистем;
- дослідити і розробити періодизацію онтогенезу для групи вегетативно-рухомих видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем Північного Сходу України;
- на підставі дискретного опису онтогенезу й комплексного популяційного аналізу у вегетативно-рухомих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу встановити закономірності змін онтогенетичної та віталітетної структури ценопопуляцій у залежності від екологічних умов місцезростань, а також від міжвидових і міжпопуляційних відносин у трав'яно-чагарничковому ярусі різних типів лісових екосистем;
- розробити основні принципи еколого-фітоценотичного моніторингу стану ценопопуляцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу і на основі прогнозування їх динаміки розробити систему природоохоронних заходів, спрямованих на збереження цілісності і стійкості як трав'яно-чагарничкового ярусу, так і лісових екосистем у цілому.

Об'єкт дослідження – вегетативно-рухомі рослини трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем Північного Сходу України.

Предмет дослідження – екологічні, біоморфологічні, ценотичні і популяційні закономірності формування трав'яно-чагарничкового ярусу як чинники загального стійкого існування і самопідтримки лісових екосистем.

Методи дослідження. Для вирішення поставлених завдань використовувався повний арсенал сучасних методів лісової екології, геоботаніки і фітоєкології популяцій. Для характеристики стану рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових екосистемах застосовувалися методи морфометрії і фітоіндикації екологічних режимів. Кількісні дані оброблялися за допомогою методів математичної статистики на основі сучасних комп'ютерних програм.

Наукова новизна одержаних результатів. Дисертаційна робота є монографічним, комплексним дослідженням структури і стану трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем Північного Сходу України, зокрема:

уперше:

- на підставі екологічного аналізу популяції здійснена оцінка функціонування типових видів вегетативно-рухомих рослин, які складають структурну основу трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем регіону;
- детально проаналізовано трав'яно-чагарничковий ярус у характерних для Північного Сходу України лісових екосистемах;
- проаналізовано біорізноманітність на рівні трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем;
- показано, що в живому надґрунтовому покриві лісових екосистем регіону досліджень переважають вегетативно-рухомі клоноутворюючі багаторічні трави, напівчагарнички і чагарнички;
- виділені 32 види вегетативно-рухомих рослин, найбільш характерних для цього ярусу, і встановлено їх розповсюдження в різних лісових фітоценозах;
- встановлено, що вегетативно-рухомі види визначають специфічний характер еколого-фітоценотичного середовища в нижніх ярусах лісу;
- встановлені екологічні амплітуди десяти видів ключових лісоутворюючих деревних порід регіону за дев'ятьма основними екологічними чинниками і на цій основі, з урахуванням їх едифікаторної функції, охарактеризовані особливості еколого-фітоценотичних умов під наметом лісу в різних лісових фітоценозах;
- методом порівняльного аналізу лісових екосистем регіону вперше встановлені критичні еколого-фітоценотичні чинники, які визначають статус локальних популяцій вегетативно-рухомих видів рослин у трав'яно-чагарничковому ярусі;

– встановлено співвідношення в трав'яно-чагарничковому ярусі рослин різних життєвих форм, екологічних вимог та структурно-функціональних типів і доведено залежність співвідношення між ними від характеру лісового фітоценозу;

– вперше розроблений кольоровий варіант періодизації онтогенезу, а також чорно-білий, групи вегетативно-рухомих рослин, характерних для трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем Північного Сходу України;

– на основі аналізу онтогенетичної і віталітетної структури популяцій вегетативно-рухомих рослин живого надґрунтового покриву лісів проілюстровані закономірності їх змін при різних конструкціях лісових фітоценозів;

– виявлені основні закономірності міжвидових відносин рослин трав'яно-чагарничкового ярусу і встановлена їх роль у стабілізації його складу;

– розроблені оригінальні індекси для оцінки віковості клонів, що дозволяють прогнозувати їх розвиток;

– доведено, що адаптаційна мінливість і пластичність виступають як механізми стійкості особин рослин та їх популяцій;

– на основі фітомоніторингу популяцій основних видів рослин, що формують трав'яно-чагарничковий ярус у лісових екосистемах, запропоновано прогноз їх стану на період до 30 років;

набуло подальшого розвитку:

– комплексні методи аналізу стану особин і ценопопуляцій у вегетативно-рухомих рослин живого надґрунтового покриву в лісових екосистемах регіону;

– виділена група вегетативно-рухомих клоноутворюючих видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу як основна його структурно-функціональна складова, розкриті закономірності будови клонів і ступінь їх обумовленості еколого-фітоценотичними умовами в різних типах лісових екосистем;

додовнено:

– закономірності зростання і формоутворення особин рослин, що вивчаються, виявлено ступінь їх обумовленості еколого-ценотичним середовищем лісових екосистем;

– біоекологічну оцінку співвідношення генеративного і вегетативного розмноження у досліджуваних видів рослин і доведено провідну роль останнього у визначенні стійкості трав'яно-чагарничкового ярусу при стресових змінах умов місцезростання.

Практичне значення одержаних результатів. З переходом до концепції стійкого управління зростає світова зацікавленість до багатоцільового лісовикористання. На XI Світовому лісовому конгресі в 1997 році спеціально підкреслили важливе значення недревних ресурсів, у тому числі рослин трав'яно-чагарничкового ярусу. Інформація, отримана в результаті екологічних досліджень рослин цього ярусу, має всебічне практичне застосування: вона необхідна для точної оцінки екологічних особливостей лісів регіону та їх стійкості, відіграє важливу роль у вирішенні проблем лісової таксації і лісової типології, орієнтуючи населення на раціональне використання запасів лісових ягід, лікарських рослин та інших видів діяльності, вирішуються питання зайнятості місцевого населення.

Склад і структура трав'яно-чагарничкового ярусу контролюють і обумовлюють перші етапи відновлювального процесу деревних порід, тому матеріали досліджень можуть бути використані при веденні лісового господарства України на засадах наближеного до природи лісівництва (рішення засідання Наукової ради з проблем лісознавства та лісівництва НАН України від 03.03.2016 р.).

Матеріали дисертаційного дослідження використовуються при читанні лекцій екологічного і біологічного профілю в Сумському національному аграрному університеті для студентів, що проходять навчання за спеціальностями: "Екологія", "Лісове господарство", "Садово-паркове господарство", "Агрономія" та "Захист рослин".

Теоретичні результати застосовують у виробництві (Додаток А): Сумська обласна державна адміністрація (акт впровадження від 14.10.2016 р.), НПП «Деснянсько-Старогутський» (акт впровадження від 10.06.2016 р.), НПП «Гетьманський» (акт впровадження від 16.09.2016 р.), Сумське обласне управління лісового та мисливського господарства (акт впровадження від 7.06.2016 р.), Сумське обласне комунальне агролісогосподарське підприємство «Сумиоблагроліс» (акт впровадження від 18.07.2016 р.), Чернігівське обласне управління лісового та мисливського господарства (акт впровадження від 26.05.2016 р.), ДП «Новгород-Сіверська лісова науково-дослідна станція» (акт впровадження від 14.07.2016 р.).

Особистий внесок здобувача. Дисертанту належить постановка проблеми, визначення мети та завдань дослідження, розроблення теоретико-методологічних і методичних підходів для комплексного вивчення еколого-біологічних властивостей трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем Північного Сходу України.

Дисертація повністю є самостійним науковим дослідженням здобувача, який обрав напрямок та зміст наукової роботи, вивчив та узагальнив літературні джерела за темою дослідження, підібрав необхідні методи польових досліджень і камерального обробітку матеріалів, зібрав польові фактичні дані, проаналізував їх та узагальнив, особисто підготував їх публікацію. В період 2004 – 2015 років дисертантом виконано понад 500 геоботанічних описів, проведено комплексний морфометричний аналіз близько 40 тис. особин 32 видів рослин, які складають основу трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових екосистемах Північного Сходу України..

Апробація результатів дисертації. Результати й основні положення дисертаційної роботи розглядались і обговорювались на наступних конференціях: міжнародна наукова екологічна конференція «Актуальные проблемы сохранения устойчивости живых систем» (Белгород, 2004); збірник «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (Київ, 2005); науково-практична конференція викладачів, аспірантів та студентів Сумського НАУ

(Суми, 2006); наукова конференція «Онтогенез – стан, проблеми та перспективи вивчення рослин в культурних та природних ценозах» (Херсон 2010; 2012); всеукраїнська наукова конференція «Ботаніка та мікологія: проблеми і перспективи на 2011-2020 роки» (Київ, 2011); IV всеукраїнська наукова конференція за міжнародною участю для молодих учених «Актуальні проблеми дослідження довкілля» (Суми, 2011); міжнародна наукова конференція «Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики», (Кострома, 2011); міжнародний Інтернет-симпозіум «Популяційна екологія рослин: сучасний стан, точки росту» (Суми, 2012); міжнародна наукова конференція «Регионы в условиях неустойчивого развития» (Кострома, 2012); наукова і професійна конференція «Actual problems of science and education» (Budapest, 2016); міжнародна конференція «Interdisciplinary scientific conference for PhD students and assistants QUAERE» (Hradec Kralove, The Czech Republic, 2016); міжнародна науково-практична конференція «Modern scientific researches and developments: theoretical value and practical results» (Bratislava, 2016).

Публікації. За темою дисертації опубліковано 59 наукових робіт. Серед них 1 монографія, 45 наукових статей і 12 тез доповідей. У виданнях, які затверджені переліком МОН України, опубліковано 27 статей, із них 15 – у виданнях, що входять до наукометричних баз.

Структура та обсяг дисертації. Матеріали досліджень викладено на 501 сторінці, з яких основний текст роботи становить 257 сторінок. Дисертація складається зі вступу, 10 розділів основної частини, висновків, списку використаних джерел та 8 додатків. У додатках представлені фактичні дані про регіон дослідження, стан популяцій вивчених видів рослин та їх екологічні й ценотичні зв'язки. Основна частина дисертації містить 193 рисунки і 36 таблиць. У роботі цитується 485 літературних джерел, із них 98 – латиницею.

РОЗДІЛ 1

ЛІСОВІ ЕКОСИСТЕМИ – СТАБІЛІЗУЮЧИЙ КОМПОНЕНТ БІОСФЕРИ
(ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)**1.1. Біорізноманітність як основна умова збереження біосфери і природного середовища**

Біологічна різноманітність означає різноманітність усіх форм життя на Землі. У 1992 році було запропоновано визначення поняття «біорізноманітність» на міжнародному рівні: «Біологічна різноманітність означає варіабельність живих організмів, охоплюючи наземні, морські й інші водні екосистеми та екологічні комплекси, частиною яких вони є. Це поняття включає різноманітність у межах виду, між видами та екосистемами» [407]. А.А. Протасов [263] справедливо наголошував, що «різноманітність різноаспектна й ієрархічна».

Біологічна різноманітність може бути поділена на генетичну різноманітність (спадкову мінливість усередині кожного виду), видову різноманітність (набір видів у цій екосистемі) і різноманітність екосистем. Для виживання видів і природних угруповань необхідні всі рівні біологічної різноманітності в їх органічній єдності, усі вони важливі й для людини [202].

Різноманітністю екосистем можна вважати кількість функціонально різних елементів і наявність організмів, які можуть дублювати функції «випадаючого» з екосистеми компонента. Біорізноманітність забезпечує стійкість екосистем до зовнішніх стресових дій і підтримує в них рухливу рівновагу. Складність й організованість системи визначають її здатність до підтримання гомеостазу і стабільності.

Величина біорізноманітності як на рівні видів живих організмів, так і в об'ємі усієї біосфери визнана фахівцями з екології і біології як один із головних показників стійкості всіх видів екосистем [366]. Загально визнано також, що останніми десятиліттями біорізноманітність в усіх її формах на земній кулі знижується. Відбувається це через вимирання рідкісних видів

рослин і тварин, а також інвазії в екосистеми сторонніх живих організмів. Обидва ці процеси однаково призводять до гомогенізації екосистем і біосфери в цілому.

Розпочинаючи з кінця XVIII століття, основним чинником прискорення вимирання видів і деградації екосистем стала господарська діяльність людини. Причинами зниження різноманітності є зростання споживання ресурсів, зневажливе ставлення до видів і екосистем, недостатньо продумана державна політика щодо експлуатації природних ресурсів, нерозуміння значущості біологічної різноманітності і зростання чисельності населення Землі. На думку Т. Агарді та ін. [2], найважливішими прямими чинниками втрати біорізноманітності і зміни в структурі екосистеми є трансформація місцезростання (зокрема зміна землекористування, фізична зміна русел річок і берегів, деградація коралових рифів й ушкодження морського дна траулерами), зміна клімату, інтродукція інвазивних видів, надмірна експлуатація і забруднення. За 30 років (після 1950 року) під сільськогосподарське використання було переведено більшу кількість земель, ніж за 150 років в період з 1700 по 1850 рік. Найбільшою мірою від цієї трансформації страждають ліси помірної зони і Середземномор'я. Тільки за останні п'ять років минулого століття було втрачено 56 млн га лісів, а в XXI ст. щорічна втрата лісопокритої площі становить 13–15 млн га [367].

Станом на 2010 рік під загрозою зникнення знаходяться більше ніж 7 тис. видів тварин і майже 60 тис. видів рослин. У першій декаді XXI ст. види зникають зі швидкістю іноді в 1000 разів більшою, ніж до існування людини, і зникнення видів, що знаходяться на цей час під загрозою, може значно збільшити ці втрати [413]. При цьому на 1000 видів, що вимирають, з'являється тільки один новий вид. Таким чином, сучасні темпи зменшення біологічної різноманітності перевищують рівень, який природа спроможна компенсувати, адаптуючись до нього.

Питання щодо збереження біорізноманітності значною мірою стосуються сфери державної діяльності, у першу чергу шляхом утворення

територій, що знаходяться під охороною. Так, 2010 рік відзначався в усьому світі як Міжнародний рік біорізноманітності. Таким чином ООН намагалася привернути увагу до необхідності охороняти й раціонально використовувати природу планети, об'єднати зусилля для збереження екосистем і захисту особливо цінних об'єктів природи. Значною мірою це завдання було виконане, але в різних регіонах світу і різних країнах не однаковою. Труднощі, які перешкоджають збереженню біорізноманітності на планеті, пов'язані з тим, що багато видів діяльності, ті що призвели до гомогенізації або втрати біорізноманітності, принесли значні вигоди людству. Наприклад, сільське господарство, рибальство і лісове господарство, тобто ті три види діяльності, які чинять найбільший тиск на біорізноманітність, часто становили основу стратегій національного розвитку й забезпечували прибутки, дозволяли інвестувати в індустріальний розвиток і економічне зростання [2, 37].

Біорізноманітність підвищує безпеку і захист людини, покращує соціальні відносини, підтримує здоров'я людей, забезпечує свободу вибору і дій. Усвідомлення цієї істини дозволяє бізнес-структурам різного рівня вести роботу щодо економічної підтримки біорізноманітності як умови, що забезпечує стабільність промислового та сільськогосподарського виробництва [29], але поки що такий підхід не є масовим. Головним завданням усього людства є відновлення і збереження біорізноманітності, передусім лісів, на площі, яка здатна забезпечити стабільний баланс біосфери. Актуальною є проблема збереження біорізноманітності і для України в цілому [61, 78, 101].

1.2. Категорії біорізноманітності та її оцінка

Зазвичай розрізняють видову різноманітність – кількість видів рослин або тварин, і різноманітність екосистем – представленість екосистем різного типу на певній території. Для уточнення цих понять доцільно розрізняти:

а) просторову біорізноманітність – різноманітність видів живих організмів або типів екосистем на певній території;

б) темпоральну біорізноманітність – стан у зміні рівня біорізноманітності за шкалою часу або за етапами сукцесійного процесу.

Значний внесок у розуміння біорізноманітності на різних її рівнях зробив Р. Уїттекер [339] (табл. 1.1). Він розрізняв інвентаризаційну та диференціювальну різноманітність.

Т.О. Работнов [266], характеризуючи організацію фітоценозів, розрізняв три типи складу: флористичні, екобіоморфні і ценотичні популяції. Тому важливим показником біорізноманітності є оцінка складу фітоценозів з погляду набору життєвих форм, еколого-фітоценотичних стратегій і функціональних типів рослин. Еколого-біоморфологічний підхід до оцінки біорізноманітності в екосистемах, по суті, є найбільш адекватним завданням екології.

Таблиця 1.1

Форми і типи різноманітності за Р. Уїттекером [354]

Інвентаризаційна різноманітність	Диференціювальна різноманітність
<i>Точкова альфа-різноманітність</i> – різноманітність у межах пробної площі або місцезростання в межах угруповання	<i>Внутрішня бета-різноманітність</i> – мозаїчна різноманітність, зміна між частинами мозаїчного угруповання
<i>Альфа-різноманітність</i> – внутрішня різноманітність місцеперебування для гомогенного угруповання	<i>Бета-різноманітність</i> – різноманітність між різними угрупованнями уздовж градієнту середовища
<i>Гамма-різноманітність</i> – для ландшафту або серії проб, що містить більш ніж один тип угруповання, конкретну флору або фауну	<i>Дельта-різноманітність</i> – географічна диференціація, зміна угруповання уздовж кліматичних градієнтів або між географічними регіонами
<i>Епсилон-різноманітність</i> – для біома, географічного регіону, що охоплює різні ландшафти	<i>Омега-різноманітність</i> – різноманітність біомів у межах епсилон-різноманітності

Фактично за будь-якої класифікації категорій біорізноманітності, в її оцінках залишається багато невизначеності. Так, говорячи про локальну біорізноманітність видів рослин, Б.О. Юрцев [380] її базовим рівнем вважав ландшафтний. У цьому є певний сенс, оскільки для деяких ландшафтів унаслідок сили геоморфологічної однорідності початково буде характерна низька біорізноманітність, а для інших, навпаки, дуже висока.

Проте у фізичній географії немає точних критеріїв для визначення меж конкретного ландшафту. Тому зіставлення даних, отриманих різними дослідниками, виявляється неможливим. Дійсно, згідно з найбільш поширеним визначенням ландшафт становить собою «однорідну за походженням, розвитком територію, з властивими їй специфічними природними ресурсами» [13], розміри якої фахівці визначають за дуже розпливчастими критеріями.

Свій внесок у цю розпливчастість і невизначеність роблять таксономія та синтаксономія. При класифікації рослин у деяких випадках спираються на лінеони – види в їх «широкому» розумінні, в інших – на жорданони, тобто дрібні види, на які поділений більший ліннеєвський вид. Це стосується не лише видового рівня. Процес охоплює і родини, які трактують або у великому обсязі, або поділяють колись велику родину на кілька дрібних.

Схожа, але ще більш масштабна невизначеність має місце при визначенні екосистем. Фундаментальну основу будь-якої екосистеми становить її автотрофний блок – фітоценоз. При оцінці синтаксономічної біорізноманітності розлад може виявитися ще більшим.

Для оцінки біорізноманітності запропоновано кілька індексів. Їх аналіз виконаний А.А. Протасовим [263], а також В.К. Шитиковим і Г.С. Розенбергом [372]. У певний момент часу видова різноманітність угруповання може бути визначена кількістю зареєстрованих у ньому видів, тобто видовою насиченістю.

Для інтегральної оцінки найчастіше використовуються індекс Шенона, індекс Джинни та індекс Сімпсона. Найпростішим з них є індекс Сімпсона:

$$S = \frac{1}{\sum_{i=1}^s P^2}, \quad (1.1)$$

де S – індекс Сімпсона; P^2 – показник представленості видів у формі числа або біомаси.

Слід наголосити, що особливу проблему становить оцінка біорізноманітності лісових екосистем, які відрізняються підвищеною структурно-функціональною будовою [257]. Проте вона потрібна для розуміння організації нижніх ярусів лісових угруповань, що відрізняються високою видовою різноманітністю порівняно з ярусом деревостану, який характеризується високою біологічною різноманітністю лише в тропічних лісах.

У цілому кількісні оцінки біорізноманітності дозволили встановити, що екосистеми, які відрізняються високою біорізноманітністю, у деяких випадках більш стійкі, ніж бідні на види рослини і тварин. З підвищенням антропогенних навантажень на екосистеми їх видова біорізноманітність знижується. Біорізноманітність закономірно змінюється за основними екологічними градієнтами.

1.3. Екосистеми та їх різноманітність

Одним із базових понять екології є поняття про екосистеми. Екосистема – це будь-яка сукупність живих організмів, що взаємодіють, та умов середовища.

Важливою особливістю будь-якої екосистеми є характер харчових ланцюгів в ній і потоків енергії. У поняття харчового ланцюга входить перехід органічної речовини від одного компонента екосистеми до іншого. Потік енергії складається з її поглинання, переведення у форму, пов'язану в молекулах органічних речовин, переходу у зв'язаному вигляді від одного компонента екосистеми до іншого і, нарешті, її звільнення при розкладанні органічної речовини на воду і вуглекислий газ.

Класифікація екосистем земної кулі будується на різних принципах, і нині існує кілька варіантів такої класифікації. Основні варіанти подібних класифікацій на основі сучасних підходів розглянуті в роботах Я.П. Дідуха [83] та ін.

За Ю. Одумом, [223] екосистеми – це досить великі одиниці: моря, естуарії і морські узбережжя, континентальні водойми, тундра, лісові екосистеми, пустелі і тому подібне. Залежно від масштабу і критеріїв деякі автори розрізняють наступні групи екосистем [269]:

а) мікроекосистеми – наприклад, повалене дерево і пов'язані з ними рослини і тварини;

б) мезоекосистеми – це екосистеми лісу, лук, болот і т.п. За такого підходу розрізняють як самостійні екосистему тайги і екосистему широколистяних лісів;

в) макроекосистеми – екосистеми суші, океану й інших великих фізико-географічних одиниць.

Б.М. Міркін і Л.Г. Наумова [199] поділяють екосистеми, за їхніми головними функціональними особливостями, на два основні типи: автотрофні і гетеротрофні екосистеми. Перших абсолютна більшість, вони мають у своєму складі зелені рослини і тому самостійно синтезують органічну речовину, використовуючи вуглекислий газ і сонячну енергію. Прикладом гетеротрофних екосистем є екосистеми глибинних шарів океанів, куди не проникає сонячне світло.

За іншого підходу всі екосистеми поділяються на три групи:

- 1) природні – зберігають властиві їм природні особливості;
- 2) модифіковані – змінені внаслідок господарської діяльності людини;
- 3) антропогенні (штучні) – повністю створені людиною (посіви, сади та ін.).

Можна класифікувати екосистеми і за розміром сукупної органічної речовини, яка в них формується [339]:

а) екосистеми найвищої продуктивності (у межах 2000–3000 г/м² на рік); до них належать екосистеми тропічних вологих лісів;

б) екосистеми високої продуктивності (у межах 1000–2000 г/м² на рік); до них належать листяні ліси помірної зони і лук;

в) екосистеми помірної продуктивності (у межах 250–1000 г/м² на рік); до них належать степи і чагарники;

г) екосистеми низької продуктивності (менше ніж 250 г/м² на рік); до них належать пустелі і напівпустелі.

Досліджуючи проблему рівня біорізноманітності, А.В. Боговін [32] запропонував виходити з поняття абсолютної біорізноманітності. Абсолютна біорізноманітність передбачає такий стан фітоценозу, коли в ньому наявні всі види біоти, здатні існувати й постійно самооновлюватися в цих екологічних умовах. Очевидно, що це ідеалізована ситуація, яка в природі не існує. Використовуючи її як точку відліку, А.В. Боговін виділив вісім рівнів реальної біорізноманітності.

У зв'язку зі створенням Панєвропейської екологічної мережі була розроблена сучасна класифікація екосистем – EUNIS [83, 443]. Ця класифікаційна схема не позбавлена певних недоліків, зокрема, в ній не витриманий єдиний підхід до диференційованих ознак, а реєстрація рівня антропогенної трансформованості екосистем базується на суб'єктивних оцінках.

Фактично всі варіанти класифікації екосистем умовні й певною мірою є суб'єктивними. На земній кулі існує лише одна цілісна екосистема – біосфера. Її диференціація на окремі складові частини залежить від критеріїв, що приймаються. До того ж межі між такими приватними екосистемами не є різкими. Навіть екосистему суші й екосистему Світового океану пов'язують узбережжя й естуарії. А на суші такі перехідні – екотонні частини ще менш чіткі, з плавними переходами. Проте з прагматичного погляду виділення різних типів екосистем цілком виправдане, оскільки дозволяє виявляти їхні специфічні структурні і функціональні особливості.

Стосовно лісових екосистем розробляються власні класифікаційні схеми. Крім відомих схем класифікації лісів В.М. Сукачова, П.С. Погребняка, Д.В. Воробйова і О.Л. Бельгарда, набули застосування багатофакторні екологічні класифікації типів лісу [224, 249]. У цих класифікаційних схемах для кожної лісової екосистеми встановлюються такі класифікаційні одиниці:

1. Тип місця життя, що характеризується схожим топографічним положенням, однорідним рельєфом і якісно однорідним комплексом природних екологічних чинників.

2. Тип ґрунтових умов як ділянка з однорідним механічним складом ґрунту, зі схожою вологістю, кислотністю і багатством.

3. Тип лісорослинних умов як ділянки зі схожими типами місцезростання і типами ґрунтових умов.

4. Тип лісу як сукупність ділянок лісу (асоціацій) з однорідними за складом деревних порід з близькою продуктивністю.

Природним лісовим екосистемам властива мозаїчність [185]. Мозаїчність лісових екосистем сприяє підвищенню біорізноманітності – як видової, так і популяційної. Сама по собі мозаїчність є результатом появи «проривів у деревостані», які виникають або внаслідок відмирання старих дерев і їх груп, або внаслідок вибіркового рубок у лісових масивах господарського користування. Робить свій внесок у ці процеси і діяльність окремих видів тварин, що зумовлює формування так званої зоогенної мозаїчності.

У зв'язку з тим, що з другої половини ХХ ст. лісові екосистеми в усьому світі зазнають значної антропогенної трансформації, спеціалісти розробляють підходи до класифікації й таких систем. Аналізуючи цю проблему, О.А. Жигальський [94] наголошував на необхідності обліку глибини антропогенної трансформації лісових екосистем і виділив чотири стадії такої трансформації:

1. Стадія випадання чутливих видів. За більшістю інших параметрів екосистеми не відрізняються від фонового рівня. Знижується біорізноманітність здебільшого тільки лишайників.

2. Стадія структурних перебудов екосистеми. Реєструється погіршення санітарного стану дерев, але зімкненість деревостану та його запас не змінюються. Відбуваються зміни в трав'яно-чагарничковому ярусі (випадають чутливі види лісового різнотрав'я). Значно зменшується різноманітність і кількість епіфітних лишайників.

3. Стадія часткового руйнування екосистеми. Знижена біологічна різноманітність більшості видів, що входять у біоценоз. Деревний ярус пригнічений і розріджений, значно зменшені його запас і повнота, порушено відновлення. У трав'яному ярусі майже відсутні лісові види, вони замінені лучними і видами-експлерентами. Відбувається елімінація великих лісових видів птахів, зменшена загальна щільність орнітофауни. У той самий час засвідчується інвазія синантропних видів та видів, приурочених до відкритих місць знаходження (реєструється для фауни птахів, дрібних ссавців і мурахів).

4. Стадія повного руйнування екосистеми. Деревний ярус повністю зруйнований, зберігаються лише окремі пригнічені дерева. Трав'яний ярус представлений одним-двома видами злаків. У мікрозниженнях значний розвиток може отримувати одновидовий моховий покрив. Лишайниковий покрив відсутній. Угруповання птахів і дрібних ссавців існують завдяки припливу мігрантів з сусідніх ділянок.

1.4. Лісові екосистеми – каркас природного середовища

Однією з найважливіших характеристик будь-якої екосистеми є її стійкість. Основні параметри стійкої екосистеми – це постійність видового складу, замкнуті цикли речовин і порівняно постійна біопродуктивність [339]. Внесок різних типів екосистем до стійкості біосфери і природного середовища не є однаковим. Лісові екосистеми дуже важливі для життя

біосфери: вони збагачують атмосферу киснем і підтримують рівень вмісту в ній діоксиду вуглецю. Ліси відіграють велику роль у кругообігу води: вкрита підстилкою поверхня лісових ґрунтів вбирає дощові опади і снігові води, поповнюючи запаси підземних вод. Лісові ґрунти фільтрують води, що стікають з полів і промислових майданчиків, і очищують їх від багатьох шкідливих домішок. Лісові екосистеми випаровують в атмосферу вологу й позитивно впливають на клімат, підвищуючи вологість повітря. Природні ліси і штучні лісонасадження мають значний потенціал для пом'якшення дії парникових газів [272]. У результаті лісові екосистеми можна оцінювати як своєрідний зелений щит земної кулі.

Ліси, займаючи майже 40% суші планети, є місцем проживання двох третин усіх наземних видів. Ліси планети, займаючи близько 29,7% її загальної поверхні, тобто з океанами, мають високий ККД фотосинтезу (близько 0,33%) і продукують більше 350 млн тонн фітомаси на рік, що становить близько 60% її загальної планетарної продукції [3, 12, 49, 163, 342, 364]. На XI Всесвітньому лісовому конгресі, що відбувся в Туреччині в 1997 р., наголошено значна роль, яку відіграє недеревна продукція лісу в економіці сільської місцевості як у розвинених, так і в країнах, що розвиваються, включаючи національну продовольчу безпеку, забезпечення засобів існування, доходів і зайнятості населення.

Попит на лісоматеріали є основним чинником, що визначає стан лісових екосистем світу. На другому місці – потреба в орних землях, що впливає з динаміки зростання чисельності населення на земній кулі. На частку країн Західної Європи і Північної Америки припадає приблизно дві третини світового виробництва і споживання пиломатеріалів.

За даними ФАО ООН на 2009 рік на планеті триває скорочення територій, зайнятих лісами, і відповідно, скорочення запасу біомаси в лісах і кількості зв'язаного вуглецю в органічній речовині (табл. 1.2).

Стан лісів на основних континентах і країнах [318]

Регіони і країни	Площа лісів, тис.га	Річні темпи зміни площі лісів, %	Середній запас біомаси, т/га	Середня кількість зв'язаного вуглецю, т/га
Україна	9575	0,1	156	78
Росія	808790	0,0	80	40
Білорусія	7894	0,1	137	68
Польща	9192	0,3	195	97
Західна Європа	131763	0,45	102	50
Східна Європа	43042	0,35	173	86
У світі	3952025	-0,18	145	72

Примітка: В перелік країн внесені Україна та суміжні країни. Для порівняння наведені загальносвітові показники.

Загальна площа територій, що знаходяться під охороною (заповідники, заказники, національні парки та ін.) становить станом на 2010 рік близько 1,9 млрд гектарів, або близько 14,5% земельних площ у світі. Це на 35% більше порівняно з 1990 роком. Близько 13,5% світових лісів належать до тієї чи іншої категорії регіонів, що охороняються [463].

Лісові екосистеми, які знаходяться під охороною, нерідко є останньою перепорою, яка перешкоджає масштабним розробкам, особливо пов'язаним з добувною галуззю, бурінням нафтових свердловин, інфраструктурою і великомасштабним сільським господарством.

Одним з нових, загрозливих для стабільного існування лісових екосистем чинників є глобальне потепління клімату планети. Це безперечно встановлений факт [289, 468,]. Аналізуючи хід середньої температури на земній кулі за 100 тисяч років, можна побачити, що за цей період мав місце один температурний пік приблизно 90 тис. років тому, температурне плато – 60–20 тис. років тому і другий пік середньої температури – характерний для останнього століття (рис. 1.1).

Тис. років

Рис. 1.1. Зміна середньої температури на планеті за останні 100 тисяч років [442].

Наслідки, здавалося б, незначного підвищення глобальної температури за останній час усього на 0,75 °C для біосфери в цілому і лісових екосистем зокрема є досить значними. Це обумовлено не стільки самою середньою температурою, скільки пов'язаним з нею парниковим ефектом. У цих умовах вже розпочата реєстрація значних змін у фенології рослин, термінів гніздування птахів, збільшилася частота лісових пожеж та ін. Уже в наш час деградація лісів вносить 20-процентний внесок у збільшення кількості парникових газів в атмосфері [454]. У цих умовах неминучою є досить глибока трансформація структури і функціонування лісових екосистем [455]. Г. Муні із співавторами [401] показав, що найуразливішими в умовах глобального потепління є тропічні й субтропічні ліси. Проте ліси помірною клімату, і особливо широколистяні ліси південної частини лісової зони Європи також починають зазнавати глибоких змін, моніторинг яких украї необхідний.

Неминучість зміни меж зон рослинності і трансформації лісових екосистем України була підтверджена новими методами моделювання групою європейських фахівців. Зокрема, була доведена неминучість загальної ксерофітизації рослинного покриву, клімат стане більш

континентальним. Умови росту всіх деревних порід і рослин живого надгрунтового покриву погіршаються [170].

Подальше потепління клімату, що спостерігалось на початку XXI ст. викличе, зокрема, зміни термінів фенологічних стадій у рослин. Воно, безперечно, вплине на лісові екосистеми.

Яскравою ілюстрацією трансформації лісових екосистем в умовах глобального потепління клімату є польові експерименти Е. Фарнсворта [456] зі штучним підігріванням експериментальних майданчиків на 5 °С за допомогою підземних теплоносіїв. На таких майданчиках різко змінювалися ростові показники як деревних, так, особливо, і трав'янистих рослин нижнього ярусу. Значна кількість трав зростала, але їх видова різноманітність знижувалася, змінювалися фенологічні ритми.

Лісовим екосистемам загрожують і суто внутрішні причини, пов'язані в основному з діяльністю людини. Основні з них є наступні:

1. Перевищення у експлуатаційних лісах розрахункової лісосіки, що призводить до втрати лісових масивів.
2. Порушення технології рубок лісу, що знищує попереднє відновлення деревних порід.
3. Лісові пожежі.
4. Неконтрольоване випасання сільськогосподарських тварин у лісах.
5. Занадто активне використання побічних ресурсів лісових екосистем (збір ягід, заготівля лікарської сировини та ін.).
6. Високі рекреаційні навантаження.

Усі ці негативні явища характерні для лісів не лише регіону досліджень, а й для всієї території Сумської і суміжних областей [98, 358].

1.5. Популяційний рівень біорізноманітності

О.В. Смірнова та ін. [259] наголошували, що з популяційних позицій угруповання – це безліч співіснуючих популяцій видів різних трофічних груп. Це справедливе твердження показує, що аналіз біорізноманітності на

видовому рівні – тільки перше наближення до розуміння цього багатогранного явища. Необхідне встановлення біорізноманітності локальних популяцій, якими представлений в екосистемах будь-який вид рослини.

Аналіз публікацій дослідників країн Західної Європи, США і Канади показує, що у сфері популяційної екології рослин за останнє десятиліття основними напрямками є:

- а) вивчення популяційного рівня біорізноманітності;
- б) вивчення життєздатності популяцій з оцінкою їх стійкості і динаміки на основі концепції PVA-аналізу життєздатності популяцій;
- в) періодична інтегральна оцінка наукової інформації в напрямку популяційної біології рослин.

Досить інтенсивно розвиваються такі напрями популяційної екології рослин, як популяційна і екологічна генетика, екофізіологія та функціонування популяцій, демографія популяцій (здебільшого при вивченні метапопуляцій на основі математичних моделей), екосистемна популяційна екологія та ін. [10, 81, 112, 417].

Будь-яка фітопопуляція складається з особин рослин. На їх стан, а отже, і на структуру цієї популяції, впливають два основні чинники – час появи і місце зростання. Залежно від поєднання цих факторів в популяції відбувається диференціація особин за біолого-екологічними особливостями. При комплексному популяційному аналізі прийнято виділяти наступні основні типи структури популяцій: а) вікову; б) онтогенетичну; в) віталітетну; г) розмірну; д) гендерну.

Можна говорити ще про функціональну структуру фітопопуляцій, яка розкриває систему взаємовідносин особин з іншими особинами цієї популяції та особинами інших видів і тварин. Але ця структура поки що активно вивчається в популяціях тварин, а щодо особливостей у рослин – практично немає ніякої інформації.

При порівняльних характеристиках популяцій використовуються такі їх параметри, як кількість особин у популяції, популяційна щільність (тобто кількість особин на одиницю площі), характер їх розміщення по популяційному полю, а в деяких випадках можливе визначення й розміру популяційного поля. За наявності ізольованих популяцій одного виду рослин оцінюється їх кількість [383].

Внутрішньопопуляційна біорізноманітність знаходиться під контролем багатьох чинників. Це і суто автономні популяційні процеси, залежні від стану особин і функціональних зв'язків між ними, і зовнішні еколого-ценотичні дії. Нині в цій сфері знань встановлено вже кілька важливих закономірностей [113]. По-перше, за більшої внутрішньої популяційної різноманітності підвищується стійкість популяцій, у них вищі адаптаційні можливості. По-друге, у гомогенізованих, однорідних місцях життя і в гомогенізованих популяційних полях усередині – популяційна різноманітність нижча, і стійкість таких популяцій менша. По-третє, внутрішньопопуляційна біорізноманітність певним чином пов'язана з різноманітністю тварин у цій екосистемі – у першу чергу комах-запилувачів, а також фітофагів. По-четверте, існує певний поріг чисельності особин у популяції, нижче якого вона стає нежиттєздатною і зникає. З цим пов'язана концепція мінімального розміру популяції. По-п'яте, стресові чинники вирівнюють екологічне середовище в екосистемах і відповідно до закону мінімуму Лібіха призводять до зниження внутрішньопопуляційної різноманітності. По-шосте, фрагментованість популяцій також знижує внутрішньопопуляційну різноманітність і робить їх менш стійкими.

Підсумком вивчення внутрішньопопуляційної структури можуть бути виділені субпопуляції, тобто сукупності особин однієї популяції, які подібні, але відрізняються від інших особин цієї популяції. Як одна з субпопуляцій можуть розглядатися проростки, а інша – генеративні особини, оскільки ці групи рослин відрізняються за розмірами і функціями, а отже, реалізованими екологічними нішами. Встановлення особливостей окремих популяцій

дозволяє порівнювати самостійні популяції між собою на основі єдиних об'єктивних критеріїв. У ряді випадків можлива побудова популяційних екоклінів. *Екоценоклінпопуляція* – це набір популяцій одного виду рослини, які займають свої місцезростання, що складають певний градієнт або екологічних чинників, або фітоценозів.

Для популяцій трав'янистих рослин у нижніх ярусах лісу характерною є обумовленість загальною ценотичною ситуацією. Схема на рис. 1.2 ілюструє основні канали дії фітоценотичного середовища на будь-яку локальну популяцію. Основними каналами такої дії є положення фітоценозу в загальному сукцесійному ряду, положення в ряді антропогенної трансформації і вік деревостану.

Рис. 1.2. Основні характеристики фітопопуляцій і чинники, які на них впливають [139].

Механізми підтримки біорізноманітності, як бачимо з викладеного, «працюють» у першу чергу на рівні особин і популяцій рослин. Цей факт зумовлює необхідність перегляду напрямів розвитку фітосозології і

відповідних організаційних рішень, що склалися. Сама по собі реєстрація рідкісних видів із занесенням до червоних книг, створення різних категорій природних територій, що підлягають охороні, і формування екологічної мережі не можуть забезпечити стійкого існування фітопопуляцій. Необхідні довгостроковий моніторинг популяцій, створення бази популяційних параметрів, і не тільки популяцій рослин, що знаходяться під загрозою зникнення, але також і популяцій рослин, які забезпечують структурно-функціональну цілісність живого надґрунтового покриву в лісових екосистемах. Нагальним є і дослідницький центр, який би міг об'єднати поки що розрізнені роботи фахівців у галузі популяційної екології рослин.

Дослідницькі й освітні програми, що реалізуються через вищі навчальні заклади, за їх підтримки можуть зробити значний внесок у збереження біорізноманітності і забезпечення стійкості лісових екосистем. Їх зміст може бути різним, але особливо важливим є долучення молоді навчальних закладів до охорони лісів, як цілісної екосистеми.

1.6. Трав'яно-чагарничковий ярус – структурно-функціональна частина лісових екосистем Північного Сходу України

Ліси виконують цілий ряд біосферних екологічних функцій, є резерватом біорізноманіття і розглядаються як необхідний компонент ландшафту [70, 71, 94, 280, 417 та багато інших].

Для Північного Сходу України ліси є головним екологічним каркасом території. Їх збереженню приділяється велика увага: за останні 25 років створено цілий ряд природно-заповідних об'єктів: національних природних парків, заповідників та інших, в яких вивченню лісових екосистем надається особливе значення [6, 88, 176, 213, 344].

Лісові екосистеми відрізняються вираженою вертикальною диференціацією рослин, які входять до його складу. Ці вертикальні шари називають ярусами. В типовому випадку в лісах виділяють наступні яруси: деревний ярус, який складається із дерев першої величини та іноді

підрозділяється на два підяруси, ярус підліску, який включає крупні чагарники; трав'яно-чагарничковий ярус, який іноді називають живим надґрунтовым покривом лісу, утворений лісовими травами і дрібними чагарничками; мохово-лишайниковий ярус. Кожен з ярусів виконує в житті лісової екосистеми важливі та унікальні функції [217, 269, 328, 480].

В лісах з більш різноманітним ярусним розподілом листя розмаїття птахів, комах та інших груп тварин вище, менше виражене домінування окремих видів, тобто вище загальне різноманіття [160, 258]. Високе видове різноманіття лісових трав та широке варіювання їх життєвих форм і екологічних властивостей є одним із цікавих природних феноменів. Величина біорізноманіття як всередині виду, так і в площі всієї біосфери признана фахівцями екологами і біологами одним із головних показників стійкості всіх видів екосистем [366]. Важливим документом, орієнтованим на збереження унікальної природи Північного Сходу України, є Поліська екологічна конвенція, яка розроблена колективом найбільш авторитетних екологів і фітосозологів України: Т.Л. Андрієнко, О.А. Лукашом та іншими [57, 144].

Стан лісових екосистем визначається рядом екологічних факторів: ресурсів та умов. За підрахунками П. Джиллера [77] для зелених рослин в загальній кількості необхідно 30 видів ресурсів та умов, але головними з них є світло, вуглекислий газ, вода, елементи мінерального живлення. Особливості екологічного середовища в лісових екосистемах були предметом вивчення багатьох фахівців [4, 53, 64, 151, 179, 256, 283, 285, 286, 319, 385, та ін.].

Вивченню трав'яно-чагарничкового ярусу присвячено досить багато наукових досліджень, хоча в цілому він менше вивчений, ніж ярус деревостану [5, 26, 33, 47, 68, 96, 190, 216, 310, 317, 410, 420, 422, 430, 450, 461, 484 та ін.].

Рослини, які входять до складу трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем, відрізняються своєрідними і досить високоспецифічними

біологічними особливостями [309]. 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 виступає як важливий індикатор стану екосистеми, так і біологічної цілісності та її сприйнятливості до різного роду природних та антропогенних навантажень [21, 105, 141, 214, 377 та ін.]. Концентрація азоту і фосфору в листках лісових трав на 30% вище, ніж в листках дерев, концентрація магнію в 2 рази вище, а калію в 3 рази вище, ніж в листках дерев. Більше 20% біомаси і значний запас поживних речовин знаходяться в ярусі підстилки, яка найбільш органічно пов'язана з ярусом лісових трав [331, 332].

Перші класифікаційні системи трав'яно-чагарничкового ярусу були орієнтовані на життєві форми [157]. Поступово, у міру розуміння динамізму лісових угруповань, почали розроблятися динамічні класифікації трав'яно-чагарничкового ярусу. С.С. Печнікова [250] одна з перших запропонувала поділ видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу на п'ять основних груп (лісові, степові та ін.), які відображали генезис формування лісу. Пізніше почали класифікувати види трав'яно-чагарничкового ярусу за їх екологічними особливостями [351].

Особливе положення в структурі трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем займають вегетативно-рухомі рослини – трави і чагарнички. Вони переважають по частоті трапляння та чисельності, виступають як функціональні едифікатори нижнього ярусу лісів [253, 420, 436].

Для формування трав'яно-чагарничкового ярусу в будь-яких лісових екосистемах провідну роль відіграє структура фітогенних полів лісоутворюючих дерев. А.І. Морозкін та ін. [48] на підставі вивчення нижніх ярусів в соснових лісах прийшли до висновку, що «загальне фітогенне поле непорушеного деревостану «не пускає» під намет види, не характерні даному фітоценозу – бур'яни і лучні види, на відміну від порушеного деревостану».

Починаючи з перших досліджень, які виконувались ще в першій половині минулого віку, і закінчуючи сучасними працями, неодноразово було доведено, що види рослин трав'яно-чагарничкового ярусу здійснюють значний вплив на початкові етапи природного відновлення всіх деревних порід [50, 102, 106, 107, 186, 219, 298, 348, 349, 371, 423 та ін.].

В цілому, на підставі глибокого аналізу класичної і сучасної літератури показано, що трав'яно-чагарничковий ярус в лісових екосистемах є невід'ємною їх структурно-функціональною частиною. Слід враховувати, що трав'яно-чагарничковий ярус представляє собою інтегрований комплекс нерозривно взаємопов'язаних популяцій рослин різних життєвих форм та еколого-біологічних властивостей. Він не може розглядатися як проста сукупність видів рослин різної систематичної приналежності. Його вивчення і розуміння місця й ролі в екосистемних зв'язках лісових угруповань є необхідним і має попит у науковому і практичному відношеннях. В дисертації дослідження живого надґрунтового покриву лісових екосистем здійснено на базі нових сучасних екологічних концепцій і методів.

РОЗДІЛ 2

ОБ'ЄКТ, ПРЕДМЕТ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. Регіон проведення досліджень (характеристика, обґрунтування)

За рівнем збереженості природної рослинності Північний Схід України посідає перше місце серед регіонів рівнинної частини України. Тут відмічається один з найвищих відсотків залісненості території – до 29%. Це унікальний регіон щодо представленості біологічного різноманіття, а також осередок специфічної постгляціальної рослинності та флори, в тому числі гляціальних реліктів [345].

Лісові екосистеми Північного Сходу України відіграють еколого-стабілізуючу роль, а також мають високу соціологічну цінність. За геоботанічним районуванням України її північно-східна частина належить до Чернігівсько-Новгород-Сіверського (Східнополіського) округу та включає сім районів (Ріпкінсько-Добрянський, Городнянський, Щорсько-Семенівський, Новгород-Сіверсько-Понорницький, Шосткинський, Чернігівсько-Сосницький, Олишевсько-Коропський) [82].

За фізико-географічним районуванням території, Північний Схід України розташований в межах двох областей та двадцяти п'яти районів: фізико-географічній області Чернігівського Полісся відповідають сім районів, а Новгород-Сіверському – шістнадцять [189]. За рівнем залісненості території виявлені наступні закономірності: фізико-географічним районам Чернігівського Полісся властивий широкий діапазон за рівнем залісненості – від 2% (Сосницько-Менський район) до 40% (Замглайсько-Седнівський) із середніми значеннями на рівні 7 – 18%. Для Новгород-Сіверського Полісся характерне заліснення території не менше 20% [189].

Характерною особливістю досліджуваного регіону є високий рівень збереженості природних комплексів і низький рівень розораності території (не перевищує 39%). Під керівництвом Т.Л. Андрієнко, колективом

науковців була проведена робота щодо розробки детальної схеми регіональної екомережі, як складової частини екомережі України та Європи. Ключове місце займають саме лісові екосистеми [88].

Нині, в межах території північно-східної частини України близько 65 тис. га віднесені до природно-заповідного фонду (в тому числі майже 19 тис. га лісів), в яких під охороною знаходяться рідкісні види рослин та рідкісні фітоценози. Після надання лісовим екосистемам природоохоронного статусу особливо гостро постало питання щодо забезпечення їх стійкого існування.

Виходячи з вище зазначеного, територія Північного Сходу України, площа якого близько 32 тис. км², виступає ключовою в межах лівобережної частини України. В цілому, регіону притаманна вища залісненість території у поєднанні з рівномірним розподілом лісового покриву.

В роботах О.І. Ланько [167] та О.М. Маринича зі співавторами [188] наводяться детальні сучасні дані щодо геологічних та геоморфологічних характеристик Північного Сходу України. Автори відзначають, що Чернігівське Полісся, розташоване у межах Дніпровсько-Донецької западини, являє собою знижену слабо розчленовану моренно-зандрову рівнину, абсолютні висоти якої зрідка перевищують 150–160 м. Тут широко представлені осадові морські, лагунні та континентальні відклади рифейського, девонського, кам'яновугільного, пермського, триасового, юрського, крейдяного, палеогенового, неогенового та антропогенового періодів. Антропогеновий покрив, загальна потужність якого змінюється від 10 – 15 м до 20 – 25 м, представлений підморенними лесоподібними суглинками, валуновими суглинками, водно-льодовиковими пісками та супісками, лесоподібними суглинками, делювіальними суглинками та органогенними утвореннями.

Територія Новгород-Сіверського Полісся розташована в північній частині південно-західного схилу Воронежського кристалічного масиву. Залягання крейдяних та палеогенових відкладів вище місцевого базису

ерозії – це одна з найважливіших особливостей геологічної будови Новгород-Сіверського Полісся.

Антропогенні відклади (товщина 8 – 12 м) мають майже суцільне поширення. Вони перекривають крейдові та палеогенові породи. Антропогенні відклади представлені мореною, яка часто має лесовидний характер, особливо на вододілах, водно-льодовиковими відкладами та лесовидними суглинками. У найбільш піднятих місцях (Сновсько-Деснянське межиріччя, відроги Середньоросійської височини) морена, виходячи на поверхню, виступає основою ґрунтоутворення.

Території Новгород-Сіверського Полісся характерні водно-льодовикові (флювіогляціальні) відклади, які представлені глинистими пісками та супісками. На піднятих схилах вододільних рівнин зустрічаються алювіально-делювіальні відклади. Нарівні з суттєвим ерозійним розчленуванням поверхні, характерною особливістю Новгород-Сіверського Полісся є розвиток процесів карстоутворення.

На геоморфологію північно-східної частини України значно впливає річка Десна. Вона також відіграє провідну роль у формуванні гідрологічної мережі регіону, оскільки більшість річок регіону (Знобівка, Свига, Івотка, Шостка, Реть, Судість, См'ячка, Рома, Лоска, Убідь, Снов, Ревна, Білоус, Остер) є притоками р. Десни. Характеризуючи річки-притоки Десни, можна виділити наступні спільні ознаки: довжина не перевищує 150 км, площа басейну – 1000 км². Річки не глибокі (від 0,3 м до 1,5 м), ширина русел влітку налічує 3 – 20 м.

Сонячна радіація, як провідний кліматотвірний фактор будь-якого регіону, має сумарні показники для Північного Сходу України 90 – 100 ккал/см². Сума температур за період з температурою вище +10° С складає 2300 – 2600°. Середня протяжність безморозного періоду – 145 – 165 діб. В січні – лютому на Північному Сході України фіксуються мінімальні температури повітря: –35° С і нижче (за рахунок надходження холодних сухих повітряних мас Східно-Сибірського антициклону). В окремі роки

влітку денні температури повітря значно перевищують середні показники (+23°...+25° С, і навіть + 35° С). Це результат приходу повітряних мас з районів сухих тропіків. При цьому, в регіоні переважають помірні повітряні маси з Атлантики, які відмічаються в різні сезони.

На більшій частині Північного Сходу України середня кількість днів з опадами коливається від 160 до 180, а середній багаторічний показник річної суми опадів – 550 – 650 мм, коефіцієнт зволоження – більше 1. Під впливом циркулярних процесів, кількість і характер опадів за роками дуже змінюються (максимально – 824 мм, мінімально – 375 мм). Основна частина опадів випадає у літній період (до 70% від річної суми). Зливи, які фіксуються з кінця квітня до середини вересня, можуть спричинити випадіння за місяць 160 – 170 мм опадів. Висота снігового покриву складає, в середньому, 20 – 25 см. Він з'являється, зазвичай, 5–20 листопада, і виступає основним видом опадів у холодну пору року.

У весняно-осінній період території Північного Сходу України характерні несприятливі погодні явища – заморозки, посухи, суховії та ін. (табл. 2.1 – 2.2).

На території Північного Сходу України широко поширені дерново-слабко- та середньопідзолисті ґрунти, піщані та супіщані, іноді оглеєні, часто в комплексі з дерново-глеєвими й болотними. Лесові острови вкриті сірими, рідше темно-сірими лісовими ґрунтами, серед яких по зниженнях відмічаються лучні та солончакуваті ґрунти в комплексі, а також болотні. Заплави разом з алювіальними лучними та болотними ґрунтами займають значні площі [188, 260].

Рослинний покрив Північного Сходу України представлений лучною, болотною і водною рослинністю, можна зустріти ділянки зі степовими угрупованнями. Але переважає лісова рослинність з найчастішим домінуванням *P. sylvestris*, рідше – *Q. robur*.

Таблиця 2.1

Тривалість періодів (днів) із середньою добовою температурою повітря вище 0 °С, рівною і вище 5, 10, 15° С (за період 1986 – 2015 рр.) [88]

Показник	Кількість днів з температурою повітря, рівною і вище			
	0 °С	5 °С	10 °С	15 °С
Середня	248	197	157	100
Найбільша	299	220	177	130
Рік	2002	2000	1999	1996
Найменша	222	174	144	60
Рік	1988	1997	1997	1990

Таблиця 2.2

Повторюваність (%) років із несприятливими явищами погоди за місяцями весняно-осіннього періоду (за період 1986 – 2015 рр.) [88]

Несприятливі явища погоди	Місяці року						
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Заморозок у повітрі	95	70	0	0	0	65	100
Заморозок на поверхні ґрунту	100	75	0	0	0	75	100
Атмосферна посуха (за ГТК):							
<i>помірна (ГТК = 0,7 – 0,9)</i>		25	15	15	10	5	
<i>сувора (ГТК < 0,7)</i>		10	15	25	40	20	
Суховій	5	40	55	30	30	20	
Вітер (15 м/с)	55	65	25	30	20	15	25
Дуже сильний дощ (50 мм/12 год.)	0	5	0	5	0	0	0
Град	5	10	5	10	0	5	0

За рахунок едафічної обумовленості (переважання бідних піщаних ґрунтів), на території Північного Сходу України, як і Полісся у цілому, панівним видом є *P. sylvestris*. Саме бідність ґрунту, а не кліматичні умови, виступає як детермінуючий фактор для поширення *Q. robur*. Даний вид, як правило, зростає на багатших ґрунтах [345].

Особливості флори та рослинності регіону проведення досліджень розкриваються в роботах, присвячених окремим територіальним частинам. Соснові ліси зеленомохові, які займають значні площі вододілів, схили моренових і дюнних горбів на слабкопідзолистих ґрунтах, переважають у складі соснових лісів. Поодинокі дерева *Q. robur* зустрічаються лише у другому ярусі. Густих підлісок відмічали тільки в Шосткінському геоботанічному районі, тоді як для іншої території характерна відсутність підліску. У трав'яно-чагарничковому ярусі домінують бореальні види рослин (*Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, а також *Calamagrostis epigeios*, *Pteridium aquilinum*), проективне покриття становить близько 10 – 30%. Моховий ярус представлений, в основному, видами *Pleurozium schreberi* (Brid.) Milt, *Dicranum polysetum* Sw. з проективним покриттям 70 – 85%.

В соснових лісах зеленомохових трапляються види рослин, занесені до «Червоної книги України» [352] – *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub; *Lycopodium annotinum* L., *Dianthus pseudosquarrosus* (Novak) Klok.

Підвищені ділянки з бідними піщаними ґрунтами займають соснові ліси куничникові. У складі травостою (проективне покриття 10–30%) домінує *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. і *Festuca ovina*. Представлені наступні рідкісні види – *Eremogone saxatilis* (L.) Ikonn., *Dianthus pseudosquarrosus*, *Pulsatilla patens* (L.) Mill.

У нижніх частинах схилів поширені соснові ліси чорницеві. Ґрунти тут дерново-підзолисті з ознаками оглеєння. В ярусі дерев домінує *P. sylvestris* з домішкою *Betula pendula* Roth. Проективне покриття трав'яно-чагарничкового ярусу досить потужне і варіює від 20 до 50 – 70%. Домінує

Vaccinium myrtillus. Ділянки старих соснових лісів чорницевих мають значну природоохоронну цінність. Моховий ярус (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Milt, *Dicranum polysetum* Sw.) може бути розрідженим з проективним покриттям 10–30%, або добре виявленим (проективне покриття 60 – 70%). Чорницево-зеленомохові ліси займають невеликі площі.

В соснових лісах молінієвих трав'яно-чагарничковий ярус добре розвинений (проективне покриття сягає 60 – 70%). Такі типи лісу зустрічаються на знижених вологих ділянках і досить часто межують з болотами. Моховий покрив дуже зріджений, проективне покриття не більше 5%. У зниженнях та по краях боліт (торф'янисто- або торфово-глеєві ґрунти) формуються соснові ліси сфагнові. Для них характерний майже суцільний сфагновий покрив, дерева *P. sylvestris* у досить пригніченому стані.

Родючі дерново-середньопідзолисті піщано-супіщані ґрунти зайняті сосновими лісами орляковими. В ярусі дерев звичайною є домішка *Q. robur*. Значних площ дані фітоценози не займають.

Значний вплив антропогенного фактору призвів до формування на території Північного Сходу України злаково-зеленомохових та злаково-соснових лісів, на прикладі яких досить чітко відображуються різні стадії рекреаційної дигресії.

Досить поширеними на території Північного Сходу України є дубово-соснові ліси ліщинові, які зростають на вирівняних ділянках з дерново-підзолистими супіщаними та слабкопідзолистими піщаними ґрунтами, а також на достатньо дренованих ділянках підніжжя схилів. Перший ярус дерев представлений *P. sylvestris* з домішкою *B. pendula*, другий – *Q. robur*. Підлісок, утворений *Corylus avellana* L., має зімкненість 0,2 – 0,4 і висоту 2 – 3 м. Біологічне різноманіття трав'яно-чагарничкового ярусу досить високе. Серед бореальних видів найчастіше трапляються *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Peucedanum oreoselinum* (L.) Moench, види родини *Pyrolaceae* тощо. Досить великою є група неморальних видів. Загальне проективне покриття трав'яно-чагарничкового

ярусу на рівні 30 – 60%. Моховий покрив дуже розріджений або взагалі відсутній.

Угруповання старих корінних лісів трапляються серед дубово-соснових фітоценозів. Такі рідкісні види, як *Lilium martagon* L., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Anemone sylvestris* L., *Digitalis grandiflora* Mill. приурочені до цих фітоценозів.

Липово-дубово-соснові та березово-соснові ліси займають незначні площі. Вони представлені, в основному, в південних та північно-східних окраїнах регіону. Підлісок утворений *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia* та меншою мірою *Salix cinerea* L. У чрав'яно-чагарничковому ярусі домінує *Vaccinium myrtillus*. Часто трапляються *Vaccinium vitis-idaea*, *Trientalis europaea*, *Lycopodium clavatum* L., *Maianthemum bifolium*, *Luzula pilosa*, *Orthilia secunda* (L.) House. Загальне проективне покриття складає від 55 до 75%.

Дубові ліси представлені досить часто дубовими лісами ліщиновими. Вони займають території з багатими ґрунтами (дернові, дерново-підзолисті). В цілому, дубові ліси займають ділянки межиріч, а у заплавах трапляються лише фрагментарно. Деревостан дубових лісів одноярусний з домінуванням *Quercus robur*. У підліску переважає *Corylus avellana*, зрідка трапляються *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus* L. Зімкненість підліску сягає 0,4 – 0,6. Трав'янистий покрив має проективне покриття 50 – 70%. Для лісів віком понад 80 років характерна наявність рідкісних видів рослин (*Epipactis helleborine*, *Neottia nidus-avis* (L.) Rich.).

На території Північного Сходу України зустрічаються також флористично багаті світлі чисті дубові ліси. Серед біорізноманіття трав'янистого ярусу зустрічаються наступні види рідкісних та мало поширених рослин: *Epipactis helleborine*, *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Campanula cervicaria* L., *Aster amellus* L., *Digitalis grandiflora*, *Laserpitium prutenicum* L., *Thalictrum aquilegifolium* L., *Dianthus stenocalyx* Juz. тощо. Проективне покриття на рівні 70%.

Незначні площі Північного Сходу України зайняті під кленово-липово-дубові та липово-дубові ліси, які тяжіють до ділянок лесових островів.

Досить поширені березові ліси з домінуванням *Betula pendula*, а також супутніми видами – *Pinus sylvestris*, *Quercus robur*, *Populus tremula*. Дані ліси утворилися на місці соснових та дубово-соснових фітоценозів, а також на ділянках заліснених луків і пасовищ. *Frangula alnus*, *Corylus avellana*, *Euonymus europaea* L., *Euonymus verrucosa* Scop. формують підлісок, тоді як трав'яно-чагарничковий ярус залишився після соснових та дубово-соснових лісів, що значно вплинуло на його високе видове різноманіття [7, 88, 236, 238, 358].

Ялинові ліси з домінуванням *Picea abies* (L.) H. Karst., які є здебільшого штучними насадженнями, досить рідко трапляються на території Північного Сходу України [240]. Вільхові ліси з *Alnus glutinosa* також займають незначні площі. Невеликі ділянки лісів з *Populus tremula* та *Populus nigra* L. зустрічаються у заплавах річок.

Лісові екосистеми Північного Сходу України хоч і виступають ключовими природними територіями з високим рівнем біорізноманіття, але у тій чи іншій мірі зазнали і продовжують відчувати значний антропогенний тиск. Як наслідки людської діяльності, на даних територіях відмічається зменшення площі корінних угруповань та збільшення площі штучних фітоценозів, випадання із флористичного складу рідкісних, реліктових та видів, що існують на межі свого ареалу.

Картосхема території Північного Сходу України, в межах якої проводилися дослідження по вивченню трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових екосистемах, зображена на рис. 2.1.

Рис. 2.1. Картохема території Північного Сходу України, в межах якої проводилися дослідження.

2.2. Досліджувані види рослин, та їх основні біологічні та еколого-фітоценотичні особливості

Кількість видів рослин в трав'яно-чагарничковому ярусі лісових екосистем істотно варіює залежно від синтаксону і ґрунтово-кліматичних умов. В деяких випадках в окремому синтаксоні реєструється всього до 10 видів таких рослин, а в інших – до 100 видів і більше. Існують і відмінності в поділі лісових трав і чагарничків на групи, які відрізняються певними життєво важливими ознаками.

На підставі особистих геоботанічних описів у лісах Північного Сходу України і літературних даних [8, 9, 239, 299, та інші] як найбільш поширені і характерні для основних лісових фітоценозів групи вегетативно-рухливих рослин нижніх ярусів лісових екосистем вибрано такі 32 види:

1. *Actaea spicata* L. (рис. 2.2);
2. *Aegopodium podagraria* L. (рис. 2.3);
3. *Ajuga reptans* L. (рис. 2.4);
4. *Asarum europaeum* L. (рис. 2.5);
5. *Betonica officinalis* L. (рис. 2.6);
6. *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (рис. 2.7);
7. *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth (рис. 2.8);
8. *Calluna vulgaris* (L.) Hull. (рис. 2.9);
9. *Carex pilosa* Scop. (рис. 2.10);
10. *Convallaria majalis* L. (рис. 2.11);
11. *Equisetum sylvaticum* L. (рис. 2.12);
12. *Fragaria vesca* L. (рис. 2.13);
13. *Galeobdolon luteum* Huds. (рис. 2.14);
14. *Geranium sylvaticum* L. (рис. 2.15);
15. *Glechoma hederacea* L. (рис. 2.16);
16. *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. (= *Orobus vernus* L.) (рис. 2.17);
17. *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt (рис. 2.18);
18. *Melica nutans* L. (рис. 2.19);

19. *Mercurialis perennis* L. (рис. 2.20);
20. *Orthilia secunda* (L.) House (= *Pyrola secunda* L.) (рис. 2.21);
21. *Oxalis acetosella* L. (рис. 2.22);
22. *Paris quadrifolia* L. (рис. 2.23);
23. *Polygonatum multiflorum* (L.) All. (рис. 2.24);
24. *Pulmonaria obscura* Dumort. (рис. 2.25);
25. *Rubus saxatilis* L. (рис. 2.26);
26. *Solidago virgaurea* L. (= *S. vulgaris* L.) (рис. 2.27);
27. *Stachys sylvatica* L. (рис. 2.28);
28. *Stellaria holostea* L. (рис. 2.29);
29. *Trientalis europaea* L. (рис. 2.30);
30. *Urtica dioica* L. (рис. 2.31);
31. *Vaccinium vitis-idaea* L. (рис. 2.32);
32. *Vaccinium myrtillus* L. (рис. 2.33).

Ці види репрезентують основні еколого-фітоценотичні типи і варіанти репродукції в лісових трав і чагарничків лісових екосистем регіону досліджень.

В процесі дослідження лісових трав і чагарничків як фактора стійкості лісових екосистем, їх структурно-функціональної організації, особливостей їх репродукції, росту і формоутворення, структури популяцій та екологічної різноманітності нами контролювались і враховувались основні біологічні та еколого-фітоценотичні особливості досліджуваних видів вегетативно-рухомих рослин наземного покриву [91, 112, 114, 178, 198, 266]. При цьому особлива увага зверталась на такі показники, як особливості морфогенезу, процес клоноутворення, онтогенез, віталітет, екологічна різноманітність, міжвидові відносини та інші [139].

На дослідженій території Північного Сходу України не виявлено суттєвих відхилень біоморфологічних та еколого-фітоценотичних показників від описаних в літературі видових особливостей. При цьому було встановлено, що окремі морфометричні ознаки та екологічні особливості

модельних видів в регіоні дослідження мали свої особливості. Нижче наведені біолого-екологічні характеристики всіх 32 досліджуваних видів з акцентом саме на ці показники.

Actaea spicata. Багаторічна трав'яниста рослина, висотою 30 – 60 см, з коротким, але потужним вузлуватим і багатоголовим кореневищем (рис. 2.2). Стебло прямостояче. Листя чергове [91]. Квітки дрібні, на коротких квітконіжках, білі. Плід – довгаста соковита багатонасінна чорна ягода. Цвіте в травні-червні, плодоносить у липні-серпні. Росте в листяних лісах. Трапляється у вологих дібровах, свіжих і вологих судібровах. Віддає перевагу вологим дерново-підзолистим ґрунтам, субацидофіл, нітрофіл [91].

Aegopodium podagraria. Багаторічна трав'яниста кореневищна рослина з повзучим кореневищем, висотою до 1 м (рис. 2.3). Кореневище горизонтальне, повзуче [178]. Стебло пряме, порожнисте. Листя згори майже голе, знизу опушене [68]. Квітки дрібні, білі. Суцвіття – складний зонтик. Плід – довгаста сплюснута коричнева двосім'янка, завдовжки 3 – 4 мм. Один генеративний пагін дає від 2000 до 35 000 плодів [309]. Цвіте з травня до липня, плодоносить у липні-серпні. Росте в листяних і мішаних лісах, на вирубках, серед чагарників. На свіжих (у нижніх шарах зволжених), слабокислих (близьких до нейтральних), гумусних, багатих, щербистих, глинистих ґрунтах.

Ajuga reptans. Багаторічна трав'яниста рослина, висотою до 40 см (рис. 2.4), із сланкими пагонами, що укорінюються. Кореневище коротке. Стебло прямостояче. Листя м'яке, лопатчате (овальне). Квітконосні стебла заввишки до 35 см. Квітки блакитні, сині, іноді білі або рожеві. Суцвіття колосоподібні. Плід – округлий ясно-бурий багатогорішок. Цвіте в травні-червні. Росте в лісових районах, мішаних і листяних лісах, на луках, галявинах, вирубках, серед чагарників.

Asarum europaeum. Багаторічна трав'яниста рослина з повзучим кореневищем, висотою 5 – 10 см (рис. 2.5). Швидкість вегетативного розростання особин *Asarum europaeum* становить 2–5 см на рік [306]. Стебло

повзуче, пухнасте, коротке. Листя округле, ниркоподібне. Квітки одиночні. Оцвітина дрібна. Плід – шестигнізда коробочка. Одна генеративна особина продукує до 100 насінин на рік. Для рослини характерні різні форми зоохорії. Цвіте у квітні-травні, насіння дозріває в червні. Росте в тінистих широколистяних і мішаних лісах. Віддає перевагу свіжим, вологим, помірно гумусовим, нейтральним або слаболужним ґрунтам [90, 91].

Betonica officinalis. Багаторічна трав'яниста, полікарпічна, літньозелена, з довгим періодом вегетації, висотою 30–60(100) см (рис. 2.6). Кореневище коротке, вертикальне. Стебло прямостояче. Листя супротивне, черешкове. Квітки великі, неправильні, двостатеві. Плід сухий. Росте на пасовищах, узліссях, полянах, у заростях кущів, на сируватих луках, у світлих лісах. Віддає перевагу сухим, слабокислим, гумусним, піщаним або глинистим, навіть мулким ґрунтам.

Calamagrostis arundinacea. Багаторічний рихлодерновий злак, висотою до 1 – 1,5 м (рис. 2.7). Рослина зимовозелена. У ювенільних особин стрижнева коренева система, яка пізніше змінюється на типову для злаків мичкувату. Кореневища короткі. Можна віднести до вегетативно малорухомих рослин. Пагони моноциклічні або озимі. Стебла прямі, утворюють негусті дерновини. Листя 4 – 7 мм завширшки. Квітки – волоті до 25 см довжини. Колоски 4 – 6 мм довжиною. Суцвіття – пухка волоть. Цвіте в червні, плодоносить у липні. Росте в дрібнолистяних і світлохвойних лісах. Віддає перевагу легким ґрунтам.

Calamagrostis epigeios. Багаторічна трав'яниста рослина, висотою 80 – 150 см, з довгим повзучим кореневищем (рис. 2.8). Стебло прямостояче. Листки чергові. Квітки дрібні, непоказні, зібрані у великі суцвіття – волоть завдовжки до 30 см. Плід – довгаста зернівка. Цвіте в червні-серпні, плоди дозрівають у серпні-вересні. Росте у хвойних, листяних лісах і на луках. Виносить засолення, краще розвивається на добре дренованих ґрунтах, зустрічається на заболочених луках.

Calluna vulgaris. Багаторічний вічнозелений розгалужений чагарничок, висотою 20 – 80 см (рис. 2.9). Коренева система стрижнева. Стебло тонке, розпростерте. Листки супротивні, дрібні. Квітки дрібні. Суцвіття – щільна однобока китиця. Плоди коробочки. Насіння дрібне. Одна рослина може давати більше 100 000 шт. насінин. Проростання насіння надземне, на поверхню виносяться сім'ядолі. Цвіте в липні-вересні. Рoste на кислих і бідних ґрунтах, піщаних пустках, у сосняках, на околицях лісових боліт.

Carex pilosa. Багаторічна трав'яниста рослина, висотою 40 – 50 см, з довгими, підземними повзучими кореневищами (рис. 2.10). Пагони двох типів: укорочені вегетативні з широким (близько 1 см) і довгим двоскладним опушеним листям і репродуктивні подовжені, з п'ятьма-сімома короткими листками (довжина їх пластинок 3 – 5 см) [309]. Стебла тригранні, гладкі. Листя зимуюче. Суцвіття з 3 – 4 розставлених колосків. Цвіте навесні. Плодоносить у квітні-травні. Рoste в листяних (часто широколистяних) і мішаних лісах. Надає перевагу глинистим, суглинним або супіщаним, сірим лісовим або багатим дерново-підзолистим або чорноземним ґрунтам.

Convallaria majalis. Багаторічна трав'яниста рослина, висотою 10 – 34 см, з довгим розгалуженим, повзучим кореневищем і пучками коренів (рис. 2.11). Листки прикореневі, звичайно їх два, зрідка один або три [178]. Квітки зібрані на верхівці стебла в однобічну 6-10-квіткову китицю. Плід – червона ягода. Суцвіття – одностороння, рідкісна грона. Цвіте в травні, плоди дозрівають у серпні-вересні. Рoste в листяних і соснових, а також мішаних лісах, на узліссях і галявинах. Особливо добре розвивається в заплавних дібровах, на багатому нейтральному ґрунті при доброму зволоженні.

Equisetum sylvaticum. Багаторічний трав'янистий полікарпик висотою 20 – 60 см (рис. 2.12). Кореневище тонке, чорно-буре, гіллясте. Спороносні й безплідні пагони розвиваються одночасно, навесні, але різко відрізняються один від одного. Стебло прямостояче, округле, тонке. Колоски овально-продовгуваті або циліндрові. Спори дозрівають навесні (квітень-травень) або

на початку літа (червень-липень). Росте в листяних і мішаних лісах на вирубках, у заростях чагарників, на лісових луках, окраїнах боліт. Віддає перевагу вологим, затіненим місцям. Уникає ґрунтів, які багаті на вапно.

Fragaria vesca. Багаторічна трав'яниста рослина, висотою 5 – 20 см, зі сланким товстим кореневищем (рис. 2.13). Від кореневища відходять тонкі мичкуваті додаткові корені і довгі ниткоподібні пагони, так звані «вуса», які укорінюються у вузлах. Стебла двох видів: одні лежачі, тонкі, укорінюються (вуса), інші квітучі, прямостоячі. Листки трійчасті. Квітки великі. Суцвіття 3 – 7-квіткове. Плід – несправжня ягода. Цвіте з травня по липень. Плоди дозрівають у червні-липні. Росте в лісах, серед чагарників, на лісових галявинах, по сухих трав'янистим схилах, вирубках, горах. Віддає перевагу підсушеним, слабокислим, багатим, гумусним ґрунтам.

Galeobdolon luteum. Трав'янистий багаторічник висотою 30 – 60 см із сланкими вегетативними пагонами (рис. 2.14), що укорінюються. Стебло висхідне. Листки прості, цілісні, супротивні. Квітки зібрані по шість у мутовки в пазухах верхніх листків. Плід складається з чотирьох тригранних темних горішків. У природних умовах основна маса насіння проростає навесні, через 10 – 11 місяців після дозрівання. Цвіте у травні-червні. Росте у хвойно-широколистяних лісах на дерново-підзолистих ґрунтах різної міри опідзоленості, з помірно-кислою реакцією, у вологих лісах, серед кущів.

Geranium sylvaticum. Багаторічна трав'яниста рослина висотою 30 – 80 см. Має вертикальне або косе, вгорі потовщене кореневище (рис. 2.15). Стебло пряме, вгорі розгалужене. Листки семироздільні. Квітки великі, зібрані по два в рихлі суцвіття. Плід сухий, розпадається на п'ять однонасінних часток. Цвіте в червні-липні. Плоди дозрівають у липні-вересні. Росте в лісах, серед чагарників, на луках.

Glechoma hederacea. Багаторічна рослина, висотою 20 – 50 см, з повзучим голим стеблом або з короткими волосками, легко вкорінюється в вузлах (рис. 2.16). Корені неглибоко розташовані. Стебло лежаче, укорінене. Листки супротивні, черешкові, з ниркоподібною, серцеподібно-трикутною

пластинкою. Квітки неправильні, різнорідні. Плоди – горішки. Максимальна плодючість однієї рослини – до 200 горішків, які проростають у ґрунті з глибини не більше 2 – 3 см. Цвіте у квітні-серпні. Росте на узліссях, луках, берегах річок, озер, як бур'ян у садах, городах і полях. Віддає перевагу свіжим, гумусним, багатим на мінеральні речовини ґрунтам [309].

Lathyrus vernus (Orobus vernus). Трав'яниста багаторічна рослина (рис. 2.17) висотою 25 – 50 см. Кореневище товсте, гіллясте. Стебла прямостоячі, гіллясті, мають грані. Листя складається з 2 – 4 пар яйцеподібних або широкоовальних листочків. Квітки досить великі, 15 – 20 мм завдовжки. Плоди боби, довгасто-лінійні, стислі з боків, звужені до основи і до кінця, темно-бурі, майже чорні. Насіння кулясте, гладеньке, строкате, 8 – 10 штук у бобі. Цвіте в кінці квітня – на початку травня. Росте в листяних і мішаних лісах, на галявинах, залужених ділянках. На свіжих, слабокислих, багатих, гумусних або кам'янистих ґрунтах.

Maianthemum bifolium. Багаторічна довгокоренева трав'яниста рослина висотою 12 – 25 см (рис. 2.18). Кореневище тонке, повзуче. Стебла прямостоячі. Кількість листків 2 – 3, короткочерешкове, серцеподібно-яйцеподібної форми. Квітки зібрані в гроноподібне суцвіття на верхівці рослини. Плід – ягода, спочатку сіра, потім вишнево-червона. Цвіте в травні-липні. Початок проростання насіння весною, проростання дуже повільне, розтягнуте на сім місяців. Рослини, що вирости з насіння, зацвітають не раніше, ніж через п'ять років. Росте у хвойних, мішаних і листяних лісах. До родючості ґрунту мало вимогливий.

Melica nutans. Багаторічна рослина висотою 20 – 60 см (рис. 2.19). Кореневище горизонтальне, довге, тонке. Стебла прямі. Листя тонке. Суцвіття – однобоке гроно, малоколоскове, на верхівці поникле. Цвіте з травня по червень. Плоди поширюються мурахами. Росте в тінистих місцях, переважно в соснових і листяних лісах.

Mercurialis perennis. Багаторічна дводомна трав'яниста рослина, висотою 20–30 см, з довгим повзучим кореневищем (рис. 2.20). Швидкість

вегетативного розростання 15 – 30 см/рік. Стебло висотою 20 – 30 см, просте, пряме. Листя короткозагострене, довгасто-яйцеподібне або еліптично-ланцетне. Квітки дрібні. Плід – куляста двостулкова коробочка. Вихід насіння до 50 шт. на один генеративний пагін. Цвіте у квітні-травні. Росте переважно в широколистяних та змішаних лісах, на багатих і добре зволжених ґрунтах.

***Orthilia secunda* (*Pyrola secunda*).** Багаторічна зимо-зелена трав'яна рослина або напівчагарничок висотою до 20 см (рис. 2.21). Кореневища повзучі, довгі, гіллясті, дають надземні багаторічні стебла. Листя ясно-зелене, довгасто-яйцеподібне. Квітки білі, зібрані в китицю. Суцвіття – однобоке поникле гроно, з 8 – 18 квіток. Квітки відхилені, на коротких ніжках, дзвоникоподібні, із зеленувато-білими пелюстками. Плід – коробочка, розкривається від низу догори. Цвіте в червні-липні. Насіння дозріває в серпні. Росте зазвичай у хвойних і змішаних лісах, зрідка зустрічається в мілколистяних лісах, на луках, вирубках, узліссях, галявинах, болотах і в лісових ярах. Віддає перевагу ґрунтам різного механічного складу, зазвичай підзолистим, бідним на мінеральний азот, таким, що добре аеруються.

***Oxalis acetosella*.** Зимозелена, приземкувата трав'яниста багаторічна рослина, досягає висоти 5 – 12 см (рис. 2.22). Кореневище тонке, повзуче. Формує клони, але вони рихлі і нестійкі. Листя довгочерешкове, трійчасте, м'яке. Квітки поодинокі, на довгих квітконіжках. Плід – п'ятигніздова локулицидна коробочка. Цвіте в травні. Росте у хвойному і тінистому листяному лісах, на свіжих глинистих закислених ґрунтах, середньобагатих, гумусних, рихлих, дрібних, в основному у хвойних лісах.

***Paris quadrifolia*.** Багаторічна літньозелена рослина висотою 10 – 40 см (рис. 2.23). Кореневище горизонтальне, довге. Стебло прямостояче, без опушування (як і всі частини рослини). Листя широкоеліптичне, з клиноподібною основою і загостреним кінчиком. Квітка поодинокі, знаходиться на верхівці стебла, роздільнопелюсткова. Оцвітина проста. Плід

– куляста чотиригнізда ягода. Цвіте в травні-червні. Росте в листяних, рідше мішаних лісах, у чагарниках, на свіжих, з вологим нижнім шаром, дуже кислих або нейтральних, досить багатих гумусом, рихлих, глинисто-мулких ґрунтах в різних лісах.

Polygonatum multiflorum. Багаторічна короткокореневищна трав'яниста рослина висотою 30 – 60 см (рис. 2.24). Приріст кореневища становить всього 2 – 3 см у рік. Стебло голе, округле, облистнене, поникле. Листя довгасте або еліптичне, біля основи дещо звужене, голе, з короткими черешками. Квітки білі, трубчасті. Цвіте в травні. Плід – синьо-чорна ягода. Річна продуктивність генеративної особини становить до 200 насінин. Цвіте у травні-червні. Росте в широколистяних лісах, віддає перевагу тінистому середовищу.

Pulmonaria obscura. Багаторічна трав'яниста кореневищна рослина, висотою до 30 см (рис. 2.25). Кореневища короткі, їх річний приріст за даними О.В. Смірної [309], становить до 3,5 см. Стебло прямостояче, залозисто-опушене, гіллясте. Листя яйцеподібне або довгасте. Квітки зібрані в рихлі верхівкові завійки. Плоди горішки з м'ясистими передсім'яниками, які приваблюють для мурашок. Цвіте у квітні-травні. Росте в листяних, рідко в мішаних лісах, у чагарниках, на узліссях переважно на піщаному ґрунті.

Rubus saxatilis. Багаторічна короткокореневищна трав'яниста рослина, висотою до 30 см з довгими розгалуженими по землі пагонами (столонами) завдовжки до 1,5 м, що укорінюються до осені (рис. 2.26). Швидкість вегетативного розростання може досягати 1,5 – 4,0 м на рік. Стебло пряме з жорсткими волокнами. Листя трійчасте, шорстке. Квітки білі, невеликі. Плід – порівняно велика збірна кістянка яскраво-червоного або оранжево-червоного кольору. Цвіте в травні-червні, дозріває в липні-серпні. Росте у хвойних, мішаних, рідше листяних лісах, на помірно-вологих ґрунтах.

***Solidago virgaurea* (*S. vulgaris*)**. Багаторічна трав'яниста рослина, висотою 30 – 100 см, з коротким дерев'янистим стрижневим кореневищем (рис. 2.27). Стебло прямостояче, голе або короткоопушене. Листя чергове,

яйцеподібне або еліптичне. Квітки жовті. Плоди циліндричні, ребристі. Цвіте в липні-серпні. Ростає в розріджених лісах, на світлих і сухих місцях, на галявинах, вирубках, у заростях кущів і на узліссях.

Stachys sylvatica. Багаторічна довгокореневищна трав'яниста рослина висотою до 110 см (рис. 2.28). Стебло чотиригранне, прямостояче, угорі розгалужене. Листки супротивні, прості, черешкові. Квітки неправильні, двостатеві. Суцвіття колосоподібне, довге. Плоди – горішки, дозрівають у серпні. Проростки з'являються на початку травня. Цвіте в червні-липні. Ростає у лісах, частіше в листяних, тінистих і лісових ярах.

Stellaria holostea. Багаторічна трав'яниста рослина, висотою від 10 до 30 см з тонким повзучим гіллястим кореневищем (рис. 2.29). Стебла висхідні. Листя супротивне, вузьколанцетне. Квітки на довгих опушених квітконіжках. Плід – куляста коробочка, дещо коротша від чашечки, одногніздна, суха. Цвіте з середини квітня до середини червня. Ростає на гумусних, свіжих вологих і добре провітрюваних лісових ґрунтах, часто зустрічається в листяних, хвойних і хвойно-широколистяних лісах різних типів на досить родючих ґрунтах.

Trientalis europaea. Багаторічна трав'яниста рослина, висотою 5 – 20 см (рис. 2.30). Кореневище дуже тонке. Стебло тонке, пряме. Листя в нижній частині стебла дрібне. Квітки білі або рожеві, на довгих ніжках. Плід – коробочка. Насіння яйцеподібне, дрібне. Насіння проростає неодноразово, поодинокі проростки з'являються наступної весни, а масове проростання починається через рік у квітні – на початку травня. Цвіте в червні. Ростає переважно у хвойних і мішаних лісах.

Urtica dioica. Трав'янистий багаторічний полікарпік висотою 60 – 200 см (рис. 2.31). Кореневища довгі, горизонтальні, розгалужені, з тонким корінням. Стебло пряме, чотиригранне. Листки видовжено-яйцеподібні (8 – 17 см завдовжки, шириною 2 – 8 см). Квітки одностатеві, дрібні, зелені. Суцвіття пазушні. Плід – широкоовальна або яйцеподібна сім'янка жовтуватого-сірого кольору. Цвіте з червня до осені. Ростає у вільшнях, на

забур'ячених лісових площах, листяних і мішаних лісах. Надає перевагу свіжим і вологим ґрунтам, багатим на нітрати і фосфор.

Vaccinium vitis-idaea. Багаторічний зимово-зелений чагарничок, висотою до 50 см, з горизонтальним кореневищем і гіллястими пагонами, що підводяться, довжиною 15 – 20 см (рис. 2.32). Стебло прямостояче з округлими короткоопушеними гілочками. Листки спіральні розташовані, майже сидячі, суцільні, яйцеподібні, еліптичні або яйцеподібно-еліптичні. Квітки пониклі, зеленувато-білі з рожевим відтінком. Плід – ягода, соковита, куляста. Цвіте рослина з другої половини травня до червня. Ягоди дозрівають у липні-серпні, смак приємний, кислуватий, трохи терпкий. Росте в сухих та сирих хвойних лісах і листяних лісах, іноді на торфових болотах.

Vaccinium myrtillus. Багаторічний літньо-зелений чагарничок, висотою 10 – 50 см (рис. 2.33). Рослина має повзуче кореневище, що дає велику кількість пагонів. Стебло прямостояче з округлими короткоопушеними гілочками. Пагони зеленувато-бурі, вкриті короткими гачкоподібними волосками. Листки чергові, оберненояйцеподібні або еліптичні (0,5 – 3 см завдовжки і 0,2 – 1,5 см завширшки). Квітки зібрані на кінцях торішніх гілочок у короткі густі, більш-менш односторонні короткі три-, восьмиквіткові поникші китиці, сидять в пазухах листя, зеленувато-білі, правильні, сидять по одному. Квітконіжки короткі, червонуваті. Плід – округла ягода (7 – 12 мм у діаметрі). Цвіте у другій половині травня і в червні, ягоди досягають у серпні-вересні. Росте у хвойних і мішаних лісах, на галявинах.

У цілому, аналізована група рослин різноманітна за систематичною належністю видів, але в них багато спільних рис адаптивного характеру. Це наявність вегетативного розмноження, здатність формувати клони, зоохорія і деякі інші.

Рис. 2.2. *Actaea spicata* [фото А. Тітова, 2011].

Рис. 2.3. *Aegorodium podagraria* [фото Ф. Костерина].

Рис. 2.4. *Ajuga reptans* [фото Д. Наумова].

Рис. 2.5. *Asarum europaeum*.

Рис. 2.6. *Betonica officinalis*.

Рис. 2.7. *Calamagrostis arundinacea* [фото Е. Дременкової, 2010].

Рис. 2.8. *Calamagrostis epigeios* [фото В. Лобачов].

Рис. 2.9. *Calluna vulgaris*.

Рис. 2.10. *Carex pilosa* [фото Н. Дегтярьов, 2009].

Рис. 2.11. *Convallaria majalis* [фото А. Чурилова, 2013].

Рис. 2.12. *Equisetum sylvaticum*.

Рис. 2.13. *Fragaria vesca*.

Рис. 2.14. *Galeobdolon luteum*.

Рис. 2.15. *Geranium sylvaticum* [фото С. Банкетова, 2012].

Рис. 2.16. *Glechoma hederacea*.

Рис. 2.17. *Lactuca vernus*.

Рис. 2.18. *Maianthemum bifolium*.

Рис. 2.19. *Melica nutans*.

Рис. 2.20. *Mercurialis perennis*.

Рис. 2.21. *Orthilia secunda* [фото О. Тихонові].

Рис. 2.22. *Oxalis acetosella* [фото А. Ковальчук].

Рис. 2.23. *Paris quadrifolia*.

Рис. 2.24. *Polygonatum multiflorum* [фото В. Папченкова].

Рис. 2.25. *Pulmonaria obscura*.

Рис. 2.26. *Rubus saxatilis*.

Рис. 2.27. *Solidago virgaurea* [фото С. Журба].

Рис. 2.28. *Stachys sylvatica* [фото І. Турбанова].

Рис. 2.29. *Stellaria holostea* [фото Р. Провидухіна].

Рис. 2.30. *Trientalis europaea*.

Рис. 2.31. *Urtica dioica*.

Рис. 2.32. *Vaccinium vitis-idaea*.

Рис. 2.33. *Vaccinium myrtillus* (зліва – вегетативні особини, справа – плоди ягоди).

2.3. Геоботанічні методи дослідження

Для характеристики лісових екосистем регіону використовувались стандартні методи екології, геоботаніки і лісокористування [195, 252]. На підставі геоботанічних досліджень встановлювались загальні особливості лісових фітоценозів, лісотаксаційні характеристики деревостану і проводився поглиблений аналіз складу і стану трав'яно-чагарничкового ярусу (додаток Б). При цьому використовувались пробні ділянки розміром 400 м², а для деталізації стану живого надґрунтового покриву – пробні ділянки 100 м².

2.4. Методи вивчення популяцій. Морфометрія та еколого-ценотичний аналіз

Аналіз популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу проводився на пробних ділянках 400 м², на ділянках 1 м² і 0,25 м². Всього було описано більше 12 і 40 тисяч пробних ділянок відповідно. При цьому використовувались апробовані методи популяційної екології, які дозволяють оцінювати чисельність особин (генетів та раметів) в популяції, популяційну щільність і конфігурацію популяційних полів. На цих пробних ділянках вилучалися у випадковому порядку особини для поглибленого морфометричного аналізу. Морфометричний аналіз включав облік до 20 статичних і динамічних ознак (додаток В).

Аналіз фенологічних ритмів рослин проводили за методикою І.М. Бейдеман [20] з врахуванням рекомендацій Ф. Шнелле [373] і Г. Шульца [374].

Вивчення клонів популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу проводилося методом суцільного картування площі, зайнятої клоном. При цьому вся площа, зайнята клоном, розбивалась на квадрати (50x50 см). Для кожного квадрата складалась горизонтальна проекція, на якій відзначалися місця розташування парціальних кущів досліджуваних видів рослин, їхня кількість і віковий стан кожного. Після цього підстилка і верхній шар ґрунту знімалися і на схемі, що складалась, відзначалося положення кореневищ.

Центральною ідеєю морфометрії при оцінці росту і біопродукції є поняття про абсолютний і відносний приріст. Абсолютний приріст являє собою оцінку зміни величини або біомаси кількості органів за порівняно невеликий проміжок часу (звичайно він дорівнює 7–10 діб). У такому випадку для приросту фітомаси абсолютний приріст, названий абсолютною швидкістю росту AGR, виражається співвідношенням:

$$AGR = (W_2 - W_1) / dT, \quad (2.1)$$

де: W_2 і W_1 – оцінки розміру фітомаси у два суміжних терміни, dT – проміжок часу між цими оцінками.

Незважаючи на корисність цього параметра, він не дозволяє робити порівняння між рослинами, які істотно відрізняються за розміром. Так, абсолютний приріст, що складає один грам у сходів може оцінюватися як великий, а в дорослих особин як дуже малий.

Це призвело до розробки в морфометричному аналізі показників відносної швидкості росту (R), коли приріст фітомаси за визначений проміжок часу відносять до одиниці загальної ваги рослини чи її загальної листової фотосинтетичної поверхні [404]:

$$R = (1/W) \cdot (dW/dT), \quad (2.2)$$

$$Rr = (1/A) \cdot (dW/dT). \quad (2.3)$$

де: W – фітомаса, A – листова поверхня, T – час, d – відповідно, прирости цих параметрів.

Ці диференціальні рівняння інтегрують і отримують розрахункові формули для обчислення відносної швидкості росту (RGR). Після інтегрування формула, що показує функціональну обумовленість відносної швидкості росту біомаси, має такий вигляд:

$$RGR = (\ln W_2 - \ln W_1) / T, \quad (2.4)$$

де T – інтервал часу, кількість діб. У графічному вираженні відносна швидкість росту показує крутизну нахилу кривої росту до осі абсцис.

Звичайно морфометричні параметри поділяють на параметри прямого виміру й розрахункові. Але більш конструктивним буде їх поділ на метричні,

які знаходять прямим виміром, і алометричні, які показують взаємне співвідношення тих чи інших структур рослини й особливо корисні для оцінки процесу формоутворення. У свою чергу ці параметри можуть бути статистичними, якщо їх розглядають одночасно і вони характеризують стан рослини у визначений час, і динамічними – тоді, коли параметри оцінюють процес росту чи утворення біопродукції (додаток Б).

Вони обчислювалися за наступними формулами:

$$\text{LAR} = A/W, \quad (2.5)$$

$$\text{SLA} = A/W_L, \quad (2.6)$$

$$\text{LWR} = W_L/W, \quad (2.7)$$

$$\text{HWR} = H/W. \quad (2.8)$$

У загальній фізіології рослин репродуктивне зусилля (RE) прийнято обчислювати як часткову алокацію (внесок) органічних речовин у генеративні органи. Для цього застосовуються формула:

$$\text{RE} = (WG/W) \cdot 100, \% \quad (2.9)$$

При оцінці росту незамінними є динамічні метричні параметри (додаток Б). Вони показують темпи приросту і накопичення біопродукції за той чи інший проміжок часу. В нашому дослідженні проводились повторні виміри всіх статичних метричних параметрів, які необхідні для обчислення динамічних, морфометричних параметрів, з інтервалом в десять днів. Ця робота виконувалась тричі протягом вегетаційного періоду.

Використовувалися наступні формули:

$$\text{AGR} = (W_2 - W_1)/T, \quad (2.10)$$

$$\text{AGRA} = (A_2 - A_1)/T, \quad (2.11)$$

$$\text{RGR} = (\ln W_2 - \ln W_1)/T, \quad (2.12)$$

$$\text{RGRA} = (\ln A_2 - \ln A_1)/T, \quad (2.13)$$

$$\text{BMD} = [(W_2 - W_1)/(\ln W_2 - \ln W_1)]/T, \quad (2.14)$$

де індекси 1 і 2 відповідають двом суміжним за часом облікам морфометрії, а T – інтервал часу між цими обліками, що, як було відзначено вище, у наших дослідженнях було прийнято в десять діб.

Загальний хід продуктивного процесу рослин обчислюють як нетто-асиміляцію (додаток Б), чи, як її іноді називають – чисту продуктивність фотосинтезу. Вона знаходиться за такою формулою:

$$\text{NAR} = [(W_2 - W_1)/T] \cdot [(\ln A_2 - \ln A_1)/(A_2 - A_1)]. \quad (2.15)$$

При такому способі обчислення нетто-асиміляції головний акцент робиться на накопиченні сухих речовин у процесі діяльності фотосинтетичного апарата. Як альтернативний показник корисну інформацію дає обчислення LARI:

$$\text{LARI} = [(A_2 - A_1)/T] \cdot [(\ln W_2 - \ln W_1)/(W_2 - W_1)]. \quad (2.16)$$

Цей показник характеризує, насамперед, роботу рослини щодо розвитку фотосинтезуючої поверхні, діяльність якої найбільш важлива для формування кінцевої фітомаси.

У нашому дослідженні до основних параметрів, що враховувалися, входили наступні: фітомаса рослини й окремих її частин, кількість пагонів, листків, органів генеративного розмноження, листкова поверхня. Цей набір показників варіював у залежності від особливостей життєвої форми виду рослини, що вивчали.

Для порівняльного аналізу популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу, які знаходяться в різних екологічних і фітоценотичних умовах, широко використовувався градієнтний аналіз. Оцінка екологічних параметрів видів та екологічних умов в лісових екосистемах проводилась методом фітоіндикації [84, 379]. Екологічні умови в лісових екосистемах й екологічну амплітуду оцінювали з використанням екологічних шкал Я.П. Дідуха [79, 413]. Такий аналіз проводився не тільки для видів рослин живого надґрунтового покриву, але і для лісоутворюючих деревних порід.

Функціональні типи рослин виділяли за методикою N. Perez-Narguindeguy et al [451].

Репродуктивний процес у рослин трав'яно-чагарничкового ярусу вивчали з урахуванням методичних рекомендацій І.В. Вайнагій [44], Р.Е. Левіной [169], Е.Н. Єгорової та О.В. Ведернікової [87], Mishra [446] та

ін. Вегетативне розмноження вивчали методом розкопок підземних органів рослин.

При обчисленні необхідних математично-статистичних параметрів особин рослин і популяцій використовувались дисперсійний, кореляційний, регресійний, факторний і дискримінантний види аналізу. Розрахунки проводились на підставі комп'ютерних програм STATISTICA, PAST, VITAL, ANONS, GROWTH та ін. Останні три програми є розробками Ю.А. Злобіна. З метою прогнозування динаміки популяцій застосовувались системи регресійних рівнянь та комп'ютерна програма POPULUS.

У змістовний аналіз входили лише статистично достовірні ($p \leq 0,05$) результати.

РОЗДІЛ 3
СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ
ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ

**3.1. Основні лісоутворювальні деревні породи лісових екосистем
Північного Сходу України**

Структурно-функціональну організацію лісових екосистем досліджує спеціальна наука – лісова екологія. Лісову екологію зазвичай визначають як науку, яка вивчає закономірності структури, функцій і динаміки лісів у їх єдності, взаємозв'язку і взаємодії з довкіллям [187, 288]. Центральне місце в лісових екосистемах належить лісоутворювальним деревним породам: вони визначають архітектуру фітоценозу, його основні структурно-функціональні особливості й значною мірою обумовлюють організацію нижніх ярусів рослинності в лісі. За термінологією О.В. Смірної [312], види деревних рослин є ключовими, тобто вони визначають структуру і функціонування лісової екосистеми, формують значну фітомасу та справляють значний вплив на інші види. Певною мірою поняття про ключові види є синонімом термінів «едифікатор» і «домінант».

Загальні біологічні й екологічні особливості видів дерев, поширених у Євразії, наводяться в багатьох роботах [40, 172, 208, 293 та ін.]. У північно-східному регіоні України основними лісоутворювальними деревними породами, що виступають як домінанти або содомінанти, є такі десять видів.

Pinus sylvestris L. Сосна звичайна. Вічнозелене дерево заввишки 25–40 м і діаметром стовбура 0,5 – 1,2 м. В лісових деревостанах стовбур прямий. Крона високо піднята, конусоподібна, а згодом округла, широка, з горизонтально розташованими в кільцях гілками. Коренева система стрижнева, глибока. На глинистих, з близькими ґрунтовими водами, болотистих або кам'янистих ґрунтах розвивається переважно поверхнева коренева система. Плодоносить з 15 років, в густих насадженнях з 40 років, насінніві роки повторюються через 3 – 7 років. Світлолюбна, добре

поновлюється на лісосіках та згарищах. Вітростійка, дуже морозостійка. За умови достатнього освітлення здатна рости на бідних пісках і торф'яних болотах [40, 84, 153, 217, 319, 328]. Екологічні амплітуди для сосни звичайної в умовах Північного Сходу України за дев'ятьма основними екологічними чинниками, встановлені нами за екологічними шкалами Я.П. Дідуха [412], наведені на рис. 3.1.

Рис. 3.1. Екологічна амплітуда *Pinus sylvestris*. Позначення осей: Hd – водний режим; Rc – кислотність ґрунту; Sl – сольовий режим ґрунту; Ca – кількість карбонатів в ґрунті; Nt – вміст азоту в ґрунті; Ae – аерація ґрунту; Tm – термоклімат; Om – вологість; Lc – освітленість. (Червоний колір – максимальне значення, синій колір – мінімальне значення.)

***Picea abies* (L.) H.Karst.** Ялина звичайна. Хвойне вічнозелене дерево з поверхневою кореневою системою. Досягає у висоту 35 – 50 метрів. Живе 250-300 років, одиничні особини 400 – 500 років. Річний приріст у висоту – до 50 см, у ширину – 15 см. До 10 – 15 років росте повільно, потім швидко. Крона у вигляді конуса, утворюється гілками, пониклими або розпростертими, розташованими кільчасто. Діаметр стовбура 1 – 1,8 м, крони 6 – 8 м. Утворення насіння починається у віці від 20 до 60 років. Тіньовитривала. Холодостійка, але надає перевагу м'яким кліматичним умовам з середньою температурою взимку від –2 до –12 °С, тривалість

безморозного періоду 210 – 250 днів. Зупиняє ріст задовго до заморозків, від осінніх заморозків, як правило, не страждає, але підріст може ушкоджуватися сильніше. До насичення ґрунту елементами живлення ялина не вибаглива, але не переносить засолення ґрунту [40, 84, 153, 217, 319, 328]. Віддає перевагу суглинковим вологим ґрунтам. Екологічні амплітуди для ялини звичайної наведені на рис. 3.2.

Рис. 3.2. Екологічна амплітуда *Picea abies* (умовні позначення див. на рис. 3.1).

***Quercus robur* L.** Дуб звичайний (черешчатий). Літньозелене дерево. Досягає висоти 20 – 40 м. Крона густа шатроподібна або широкопірамідальна, асиметрична, розкидиста, з міцними гілками і товстим стовбуром (1 – 1,5 м у діаметрі). Коренева система складається з дуже довгого стрижневого кореня; з 6-8 років починають розвиватися бічні корені, що теж йдуть глибоко в землю. Квітки роздільностатеві. Цвітіння починається в дерев віком від 40 до 60 років, разом із розпусканням листя, зазвичай у травні. Рослина однодомна. Тичинкові квітки зібрані в довгі звисаючі сережки 20 – 30 мм завдовжки. Жіночі квітки зазвичай розташовуються на молодих пагонах вище за чоловічі. Плід – жолудь, голий, буро-коричневий (1,5 – 3,5 см завдовжки), на довгій (3 – 8 см) плодоніжці. Насіння дуба проростає без періоду спокою, при цьому схожість дрібних жолудів нижча, ніж у великих. Вихід насіння дуба змінюється по роках і в

різних місцезростаннях. Високі насінневі роки жолудів повторюються зазвичай через 3 – 10 років. Молоді рослини досить тіньолюбиві, дорослі більше люблять світло. До ґрунтів дуб вимогливий. Ущільнення ґрунту в місцях з надмірним рекреаційним навантаженням призводить до суховершинності крон [40, 84, 153, 217, 319, 328]. Екологічні амплітуди для дуба звичайного наведені на рис. 3.3.

Рис. 3.3. Екологічна амплітуда *Quercus robur* (умовні позначення див. на рис. 3.1).

***Tilia cordata* Mill.** Липа серцелиста. Листопадне дерево 20 – 38 м висотою з шатроподібною кроною. Тривалість життя дерев до 500 і більше років. Плоди дозрівають у серпні-вересні. Коренева система потужна, глибока, добре розвинена, з яскраво виявленим стрижневим коренем. Липа росте на дренованих, родючих ґрунтах. Віддає перевагу родючим, кислим і малорозвиненим ґрунтам. Найкраще зростає на свіжих родючих супісках і суглинках. На піщаних ґрунтах не росте. Не виносить тривалого заболочування і тривалої посухи. Переносить тимчасовий надлишок або нестачу вологи. Світлолюбна. Винятково тіньовитривала. Морозостійка (до $-48\text{ }^{\circ}\text{C}$) [40, 84, 153, 217, 319, 328]. Екологічні амплітуди для липи наведені на рис. 3.4.

***Fraxinus excelsior* L.** Ясен звичайний. Листопадне дерево заввишки 20 – 30 м (іноді до 40 м) і діаметром стовбура до 1 м. Крона високо піднята, ажурна. Вік дерев може досягати 300 років. Цвітіння до появи листя. Квітне в

травні. Анемохор. Починає плодоносити у віці 25 – 40 років залежно від екологічних умов. Мезофіт. Росте на різних ґрунтах, у тому числі іноді й на заболочених разом з вільхою. Але найбільш сприятливі для ясена багаті суглинисті ґрунти, нерідко збагачені кальцієм. Зазвичай ясен зустрічається як домішка і зрідка утворює чисті насадження. Часто утворює мішані ясеневодубові ліси, характерні для південної смуги широколистяної зони та Лісостепу, а також ліси в поєднанні з чорною вільхою в заплавах річок [40, 84, 153, 217, 319, 328]. Екологічні амплітуди для ясена звичайного наведені на рис. 3.5.

Рис. 3.4. Екологічна амплітуда *Tilia cordata* (умовні позначення див. на рис. 3.1).

Рис. 3.5. Екологічна амплітуда *Fraxinus excelsior* (умовні позначення див. на рис. 3.1).

***Acer platanoides* L.** Клен гостролистий. Велике дерево заввишки 15 – 25 м із густою кулястою кроною. У деяких особливо потужних дерев стовбур досягає метрового діаметру. Стовбур вкритий буро-сірою порепаною корою. Кореневу систему утворює стрижневий корінь, що йде в субстрат порівняно неглибоко, і численні бічні корені йдуть далеко по боках і охоплюють величезний об'єм ґрунту. Цвіте у квітні-травні, одночасно з розпусканням листя. Клен гостролистий – дводомна рослина. Ентомофіл. Віддає перевагу вологим, родючим, добре дренованим ґрунтам. Чутливий до низького вмісту азоту, засолених ґрунтів і застою вологи. Погано росте на піщаних, глинистих або багатих на вапно ґрунтах. Тіньовитривалий, але з віком поступово втрачає цю здатність. Зимостійкий [40, 84, 153, 217, 319, 328]. Екологічні амплітуди для клена гостролистого наведені на рис. 3.6.

Рис. 3.6. Екологічна амплітуда *Acer platanoides* (умовні позначення див. на рис. 3.1).

***Ulmus glabra* Huds.** В'яз голий (гірський, шорсткий). Листопадне дерево, заввишки до 30 м і до 2 м у діаметрі з густою широко-циліндричною, згори округлою кроною. Рослина вітрозапилювана. Цвіте в березні-квітні. Плід – овальна або оберненояйцеподібна крилатка, насіння проростає дружно, безпосередньо після поширення. Мезофіт. Тіньовитривалий [40, 84,

153, 217, 319, 328]. Екологічні амплітуди для в'яза голого наведені на рис. 3.7.

***Betula pendula* Roth.** Береза повисла (бородавчаста). Однодомне, листопадне дерево заввишки 10 – 15 (до 25) м. Дерево порівняно недовговічне, рідко живе до 150 років. Корінь стрижневий, коренева система розміщена неглибоко від поверхні ґрунту, значно розгалужена. Рослини однодомні. Запилення здійснюється вітром. Цвіте в травні, плоди дозрівають в серпні-вересні. Плодоносить береза приблизно з 20 років в лісах і з 10 років на відкритих місцях. Анемохор. Мезофіт. Світлолюбна. До багатства ґрунту береза не вимоглива. Росте на піщаних і суглинних, на багатих і бідних, на вологих і сухих ґрунтах [40, 84, 153, 217, 319, 328]. Екологічні амплітуди для берези повислої наведені на рис. 3.8.

Рис. 3.7. Екологічна амплітуда *Ulmus glabra* (умовні позначення див. на рис. 3.1).

***Populus tremula* L.** Осика. Листопадне дерево заввишки 10 – 15 м. Кора стовбура переважно сіра, але є осики із зеленуватою корою. Граничний вік дерев 100 років. У перші роки життя в осики буває виявлений стрижневий корінь. Проте незабаром він перестає рости, зате дуже енергійно розростаються бічні корені. Вони залягають зовсім неглибоко, у верхньому горизонті ґрунту. Осика добре утворює кореневі пагони на горизонтальних

коренях, розташованих у верхніх горизонтах ґрунту. Осика – рослина дводомна. Анемохор. Насіння починає випадати з коробочок до кінця травня. Завдяки волоскам насіння легко переноситься на значні відстані. Насіння здатне до швидкого проростання, але дуже швидко втрачає схожість. Росте в складі хвойних, листяних і мішаних лісів; чисті насадження утворює на вирубках та згарищах. Формує вторинні, тимчасові насадження. Рослини світлолюбні, до родючості ґрунту мало вимогливі [40, 84, 153, 217, 319, 328]. Екологічні амплітуди для осики наведені на рис. 3.9.

Рис. 3.8. Екологічна амплітуда *Betula pendula* (умовні позначення див. на рис. 3.1).

Рис. 3.9. Екологічна амплітуда *Populus tremula* (умовні позначення див. на рис. 3.1).

Alnus glutinosa (L.) P. Gaertn. Вільха клейка (чорна). Дерева заввишки до 35 м, із стовбуром до 90 см у діаметрі, часто багатостовбурні. Гілки майже перпендикулярні стовбуру. Крона пірамідальна або замолоду яйцеподібна, з часом стає округлою. Живе зазвичай до 80 – 100 років. Рослина однодомна. Цвіте раною весною, до появи листя, у квітні-травні. Анемофіл. Плоди дозрівають у вересні-жовтні. Плодоносить через 3 – 4 роки, рясно. Схожість насіння зберігається два-три роки. Вільха досить вимоглива до родючості ґрунтів, морозостійка, світлолюбна, але й тіньовитривала. Віддає перевагу місцям зі значним проточним зволоженням ґрунту. Росте як домішка в ясеневих, дубових, ялинових лісах, березняках з берези пухнатої, зрідка в осичниках. На надмірно зволжених ґрунтах утворює чисті насадження [40, 84, 153, 217, 319, 328]. Екологічні амплітуди для вільхи клейкої наведені на рис. 3.10.

Рис. 3.10. Екологічна амплітуда *Alnus glutinosa* (умовні позначення див. на рис. 3.1).

Аналіз отриманих фактичних даних показав, що найбільш широкою амплітудою відрізняється *Pinus sylvestris* L., що пояснює широке розповсюдження лісових екосистем з її домінуванням і субдомінуванням в регіоні. Екологічна амплітуда *Picea abies* L. показує, що до насичення

елементами живлення в ґрунті ялина не вимоглива, але не виносить засолення ґрунту. Віддає перевагу суглинистим вологим ґрунтам.

Досить широкою екологічною амплітудою володіє *Quercus robur* L. До ґрунтів дуб вимогливий. Ущільнення ґрунту в місцях з надмірним рекреаційним навантаженням призводить до суховершинності крон.

Одержані нами для цих деревних порід характеристики екологічних амплітуд цілком узгоджуються з едафо-фітоценотичними ареалами деревних порід, окресленими В.М. Сукачовим [321, 322] в розробленій ним біогеоценотичній типології лісу.

3.2. Екологічне середовище під наметом лісу

Трав'яно-чагарничковий ярус у лісових екосистемах знаходиться в специфічних екологічних умовах. Вони визначаються погодно-кліматичними параметрами природної зони та істотно трансформовані покривом деревних лісоутворювальних порід. В.С. Іпатов [118] наголошував, що місце існування в лісах виконує подвійну функцію: по-перше, є резервуаром речовини й енергії, що створює специфічний набір екологічних ресурсів і умов проживання, і по-друге, становить собою канал зв'язку між рослинами.

За підрахунками П. Джиллера [77], для зелених рослин у цілому необхідні 30 видів ресурсів і умов, але найголовнішими з них є світло, вуглекислий газ, вода, елементи мінерального живлення. Для всіх видів рослин важливою є не лише наявність умов для росту і кількість необхідних ресурсів, але й міра константності, стабільності цих параметрів [407]. У стабільному екологічному середовищі рослини витрачають менше енергії на пристосування до її флуктуацій, і тому в таких умовах вища біологічна продуктивність особин рослин, їх життєздатність і, як правило, біорізноманітність в усіх її складових.

Особливості екологічного середовища в лісових екосистемах були предметом вивчення багатьох фахівців [4, 54, 151, 283, 285, 286, 319, 422, 482, 483 та ін.].

Сонячна радіація. У лісі порівняно з відкритим місцем змінюються режим сонячної радіації, рівень освітленості й спектральний склад світла. За різноманітними літературними даними, освітленість під покривом ялинових і ялицевих лісів становить тільки 1 – 5% освітленості відкритого місця, під покривом соснових лісів 25 – 45%, а під покривом листя залежить від виду листяної деревної породи [146]. Залежить зниження освітленості під покривом лісу і від зімкнутості деревостану.

Зміна спектрального складу світла під наметом лісових екосистем залежить від характеру листя в деревної породи. У хвойних лісах зміна потоку ФАР порівняно незначна, тоді як у листяних вона істотна [4]. Особливо помітний вплив на вертикальний розподіл світла і частку ФАР у загальному світловому потоці має повнота деревостану, зімкнутість крон і наявність підліска з кущів. З віком у соснових лісах на рівні трав'яно-чагарничкового ярусу освітленість зростає у зв'язку з процесом саморозріження деревостану, тоді як у листяних лісах вона знижується.

Температурний режим. Зміни температурного режиму під покривом деревостану мають вторинний характер, обумовлений зміною надходження радіації. Удень температура повітря й ґрунту в лісі нижча, ніж на відкритому просторі, через послаблення нагрівання, а вночі ситуація змінюється, оскільки на відкритих місцях нічні тепловтрати вищі. Це має наслідки зниження максимальних температур і підвищення мінімальних, що в цілому зумовлює зменшення добових амплітуд в лісі на рівні трав'яно-чагарничкового ярусу. Так, у соснових лісах добова амплітуда температури в деяких випадках може досягати 26 °С, а в цей самий період на відкритому місці – до 45 °С [405]. Чим ближче до поверхні ґрунту, тим різкіші відмінності температурного режиму в лісі і на відкритому просторі. У цілому, улітку порівняно з відкритими місцями ґрунт у лісових екосистемах прогрівається гірше і тим гірше, чим вищою є повнота деревостану. У лісі уповільнене вранішнє нагрівання ґрунту і прискорене його вечірнє охолодження [269].

В окремих випадках може проявлятися охолоджувальна дія лісу: через нерівну поверхню крон дерев збільшуються тепловтрати, а затікання холодного повітря між кронами знижує мінімальну температуру [176].

Узимку ґрунт в лісі зазвичай промерзає сильніше і глибше, ніж на відкритому місці, оскільки сніг затримується кронами і меншою мірою виконує теплоізоляційну функцію. Цей ефект особливо помітний у хвойних вічнозелених лісових екосистемах. Хоча окремі автори описували і протилежну залежність: усе залежить від конкретних умов розподілу снігового покриву. У промерзанні ґрунту в лісових екосистемах значну роль відіграють потужність, склад і вологість лісової підстилки. Чим сухіша підстилка, тим вищі її теплоізоляційні властивості [330]. Сам по собі тип ґрунту за наявності снігу і лісової підстилки на її промерзання впливає дуже мало. Однак за відсутності снігу і підстилки швидкість промерзання ґрунту залежить від його складу і типу. Тому в цілому промерзання ґрунту, танення снігу і відтавання ґрунту значною мірою варіює за типами лісу. Найшвидше весняне прогрівання ґрунту і відповідний початок вегетації рослин трав'яно-чагарничкового ярусу починається в лісових екосистемах з листяних і соснових порід.

Вертикальний розподіл температури в лісових екосистемах надзвичайно складний. Тут значну роль відіграють термоактивні поверхні, наявність яких обумовлена ярусною архітектонікою лісу. Так, у соснових лісах, що не мають підліску з великих кущів, найвища температура зафіксована на поверхні ґрунту, а в цих самих лісах з підліском, навпаки, на поверхні ґрунту – найнижча температура, а її максимум переміщується на рівень листової поверхні підліска.

Водний режим. Режим вологості ґрунту і вологості повітря під наметом лісу обумовлений затримкою як рідких, так і твердих опадів кронами дерев. Завдяки ефекту нерівномірності, сума опадів над лісами завжди вища, ніж на відкритих місцях. Цей приріст випадających опадів особливо помітний за посушливої погоди і конвективного режиму [204, 205].

Покрив деревостану завжди певною мірою затримує опади в кількості від 5 до 100%. Фактична кількість вологи, що надходить на поверхню трав'яно-чагарничкового ярусу, обумовлена видом лісоутворювальної деревної породи, щільності її крон, віком і відповідно діаметром дерев і повнотою деревостану. Проте в межах лісової екосистеми, утвореної однією й тією самою деревною породою, під покрив проникає тим більше опадів, чим вища їх загальна кількість. На проникнення опадів до поверхні ґрунту лісової екосистеми також впливає їх характер. Короткочасні і мрячні дощі повніше затримуються кронами, ніж зливові. За слабких похмурих опадів, що мжичать, хвойні деревні породи затримують їх більше, ніж листяні. У разі значних опадів стікання вологи по стовбурах дерев на 1 – 16% збільшує надходження дощової вологи в ґрунт. Розмір стоку в такому разі залежить від структури кори деревної породи.

У зімкнутих соснових лісах до ґрунтів надходить від 7 до 73% опадів: у березових і осикових лісах – 54 – 78%, у дубових і кленових – 65 – 80% [278]. У «вікнах» деревостану, як правило, проникнення опадів є вищим порівняно з зімкнутими ділянками.

Запас снігової вологи в лісах менший порівняно з відкритими місцями і становить тільки 10 – 50% запасу снігу на полях [284]. У деяких типів лісових екосистем у зв'язку з цим ґрунт влітку висушується більше, ніж на відкритих місцях. Узагальнюючи досвід згаданих вище авторів, П.П. Кузьмін [158] встановив, що на снігонакопичення істотно впливає вид деревної породи і характер розміщення дерев. Приймаючи снігонакопичення в рівномірному листяному лісі за 100%, він отримав величину снігонакопичення на лісових невеликих прогалинах до 115%, у соснових лісах 76 – 92%.

Досить складною є проблема аналізу сніготанення. У разі зміни повноти соснового деревостану від 0,1 до 1,0 інтенсивність сніготанення зменшується в 4 – 5 разів, а тривалість зростає в 3 рази. У цілому сніг у лісі сходить на 7 – 19 днів пізніше, ніж на великих вирубках або в полі.

Відносна вологість повітря в лісі вища, особливо в ранковій годині. Це певною мірою залежить від того, що як рідка волога, так і сніг випаровуються з крон дерев і кущів зі швидкістю більшою, ніж випаровування з чистої водної поверхні. Робить свій внесок і випаровування з поверхні трав'яно-чагарничкового покриву. На поверхні ґрунту найбільше випаровування має моховий покрив, за ним йде хвойна підстилка, потім листяна підстилка. Унаслідок цього в лісах вночі вологість повітря на 40–50% вище, ніж на відкритих місцях [313]. Отже, у лісах сила випаровування знижена, що само по собі створює сприятливі умови для багатьох видів рослин.

Опади, які досягають ґрунту під покривом лісу, відрізняються зміненим хімічним складом: у зв'язку з вимиванням з листя вони збагачені іонами нітратів, кальцію, магнію, фосфору, калію, марганцю і вугільною кислотою [472]. З хвої сосен і ялин насамперед вимивається калій, а береза найбільше втрачає кальцій. Показано, що в опадах, які стікають стовбурами сосен, підвищена кількість алюмінію і заліза. Змінена й кислотність опадів.

У цілому, як показує аналіз великого обсягу літературних даних, у лісових екосистемах у вегетаційний період (особливо в його другу половину) ґрунт вологіший, але взимку в лісах накопичується менше снігу, ніж на відкритих місцях. У лісах порівняно з відкритим полем значна частина опадів (до 80 – 90%) йде на випаровування, транспірацію і ґрунтовий стік. Різке зниження поверхневого і внутрішньоґрунтового стоку – основна особливість лісових екосистем. Проте слід зазначити, що при випасанні худоби в лісі, при високих рекреаційних навантаженнях у лісах посилюється ущільнення ґрунту і тим самим збільшується поверхневий стік. Ліс втрачає свою головну особливість – регуляції водного режиму ґрунтів.

Вуглекислий газ повітря. Кількість вуглекислого газу в повітрі є важливою характеристикою лісових екосистем. Основний чинник, який впливає на кількість вуглекислого газу в лісовому повітрі, – це ґрунтове дихання. Зазвичай у лісових екосистемах є два максимуми ґрунтового

дихання – весняний і осінній. У північніших лісах максимум тільки один: він припадає на початок літа.

Встановлено, що найбільша кількість вуглекислого газу в повітрі в лісі припадає на ярус живого надґрунтового покриву, а мінімум має місце в покриві крон дерев, особливо у безвітряні дні [137]. Залежить вуглекислотний режим лісової екосистеми від родючості ґрунту і повноти деревостану. Зрештою ґрунтове дихання визначається діяльністю ґрунтових мікроорганізмів.

Певні поправки в типовий вуглекислотний режим лісової екосистеми вносить вітер.

Едафічні чинники. Специфіка едафічних умов під покривом лісу пов'язана зі своєрідністю ґрунтоутворювального процесу в лісових екосистемах [322]. Властивості лісових ґрунтів обумовлені видовим складом деревних порід і лісотаксаційними властивостями деревостану. Під різними деревними породами і в різних типах лісу насиченість ґрунту корінням не однакова. Специфічною є і дія корневих виділень лісових рослин на ґрунт. Хвойні породи, як правило, підкислюють ґрунт, тоді як більшість листяних порід зміщує рН ґрунту в лужний бік. Впливає також і склад підстилки, який залежить не лише від опадів листя деревних порід, але й від опадів листя підліска і рослин трав'яно-чагарничкового ярусу. Відіграють свою роль також вологість, склад ґрунтових мікроорганізмів. Не менш важлива роль підстилки у зв'язку з її здатністю до поглинання вологи і створення специфічного теплового режиму ґрунту. Вологопоглинальні і теплоізоляційні властивості різних підстилок не однакові. Вміст макро- і мікроелементів у ґрунті залежить від характеру ґрунтоутворювальної підстилкової породи.

Глобальне потепління клімату. Одним із важливих чинників фітоценогенезу наприкінці ХХ – початку ХХІ століття є глобальне потепління клімату. Воно повною мірою стосується й Північного Сходу України (рис. 3.11). За даними Сумської обласної метеорологічної станції, тенденція до підвищення середньої річної температури в цьому регіоні

виражена досить чітко. З потеплінням клімату планети пов'язана кількість опадів, що випадають: танення льодовиків і вічних льодів Арктики і Антарктики, підвищене випаровування з поверхні океанів і морів закономірно збагачують атмосферу вологою. Даному регіону також властиве підвищення середньої річної кількості опадів (рис. 3.12).

Рис. 3.11. Динаміка середньорічної температури з 1940 по 2008 рік на Північному Сході України (за даними Сумської обласної метеостанції).

Рис. 3.12. Динаміка випадання опадів з 1946 по 2008 рік на Північному Сході України (за даними Сумської обласної метеостанції).

З огляду на 22-річний період, Хеллер і Завалета [432] проаналізували великий обсяг літератури спеціально щодо проблеми реагування рослин на глобальне потепління на трьох рівнях (від генів до екосистем) і дійшли песимістичного висновку щодо швидких темпів втрати генетичної і видової біорізноманітності. Їхні рекомендації про необхідність більшої інтеграції екологічної інформації з соціальними науками і господарською політикою урядів і приватних фірм правильні, але досить утопічні.

Загалом, екологічне середовище в лісових екосистемах має низку специфічних особливостей, що істотно позначається на біологічних і екологічних характеристиках видів рослин, які можуть входити до складу живого надґрунтового покриву лісу. У ярусі лісових екосистем особливо гостро виявляється дія закону мінімуму Лібіха, за яким дефіцит хоч би одного ресурсу справляє різку негативну дію на рослини. Для оцінки комплексу екологічних особливостей кожної конкретної лісової екосистеми найдоцільніше використати методи фітоіндикації.

3.3. Архітектоніка лісових екосистем

Під *архітектонікою лісу* розуміють структурно-функціональну організацію лісової екосистеми у вертикальному і горизонтальному плані. Компоненти лісової архітектоніки різноманітні та ієрархічні.

Основу архітектоніки лісових екосистем становлять лісоутворюючі деревні породи або в деяких випадках одна така порода. Свій внесок в архітектоніку роблять видовий склад кущів, чагарничків, трав і мохів.

Склад деревостану – часткова участь деревних порід, що виявляється запасом на 1 га, сумою площ поперечних перерізів дерев на висоті 1,3 м або їх кількість. Деревостан розглядають як чистий, якщо він утворений однією деревною породою, так і змішаний – декілька порід. Деревостан може сформуватися як насінним шляхом, так і вегетативним. Він може мати природне або штучне походження (посадка, посів). Деревостан характеризуються віковою структурою, тобто співвідношенням груп дерев за

абсолютним віком. Деревостан може бути одновіковим, коли дерева за віком не виходять за межі одного класу, і різновіковим, коли дерева за віком виходять поза межі класу.

Деревостан характеризують ще такі структурні ознаки: щільність деревостану – кількість дерев на 1 га; горизонтальна зімкнутість крон дерев – відношення суми горизонтальних проекцій крон з урахуванням їх перекриття до займаної площі.

Ярусна організація лісових екосистем – одна з її базових ознак. **Ярусом** є будь-яка вертикально відокремлена частина рослинного угруповання. Основними ярусами є: ярус дерев, ярус кущів, ярус трав'яно-чагарничковий (він також називається живим надґрунтовим покривом), ярус мохово-лишайниковий (іноді називають криптогамним ярусом). Крім надземної ярусності, у лісових екосистемах існує підземна ярусність, яка відображує приуроченість корневих систем різних видів рослин до різних горизонтів ґрунту.

Деякі фахівці при аналізі архітекtonіки лісів використовують поняття «елемент лісу». **Елемент лісу** – це деревостан однієї породи, одного віку, що однаково виник і однаково розвивається за однорідних умов росту [172]. В.Г. Скляр [466] запропонувала точніше поняття з великим смисловим значенням – когорта. За її визначенням, **когорта** – це частина популяції одного й того самого виду деревної породи, що займає в лісовому угрупованні певний ярус, який включає рослини схожого розміру і онтогенетичного стану, і відіграє у фітоценозі однаково структурно-функціональну роль.

Трав'яно-чагарничковим ярусом називають сукупність мохів, лишайників, трав'янистих рослин, напівчагарничків і невеликих чагарників, що складають нижній ярус лісового угруповання [328]. Він являє собою самостійну синузю лісового угруповання [198, 200]. Стосовно неї едифікаторною є синузія дерев і чагарників лісу [15]. Таким чином, умови існування трав'янистих рослин, що домінують у живому надґрунтовому

покриві, принципово відрізняються від умов зростання трав'янистих рослин, які домінують у відкритих рослинних угрупованнях – луках або степах. Там вони самі є і домінантами, і основними середовище-утворювачами. У лісах трав'яно-чагарничкова рослинність існує в екологічному середовищі, докорінно зміненому рослинами верхніх ярусів.

Упродовж досить тривалого часу розробляються різні підходи до класифікації трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових екосистемах: орієнтація класифікаційних систем на життєві форми [157], розробка динамічних класифікацій [250], класифікація за екологічними особливостями [351].

Виявлення тенденції до спільного зростання видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в лісах зумовило введення індексів асоційованості для класифікації трав'яно-чагарничкового ярусу. Такі групи іноді називають *кореляційними плеядами*. З ними зазвичай збігається поділ видів трав'яно-чагарничкового ярусу за ступенем їх конкурентної потужності.

Принципово новий підхід до трав'яно-чагарничкового ярусу, що розглядає його як сукупність популяцій рослин, почав здійснюватися протягом останніх двох десятиріч. Популяційний підхід дозволив виявити тонкі механізми організації і динаміки трав'яно-чагарничкового ярусу, виявився корисним при розробці прогностичних моделей його стану, як це і наголошувалося в роботах багатьох дослідників [36, 275 та ін.].

Таким чином, для аналізу лісових екосистем виявилось корисним поняття про популяцію. *Популяція* – це сукупність рослин одного ботанічного виду, які вільно схрещуються між собою і займають у фітоценозі певну територію [384]. Оскільки популяції пов'язані з певними типами фітоценозів, то в геоботаніці і лісівництві їх називають *ценотичними популяціями*. Популяції варіюють за розміром, чисельністю особин в них і популяційною щільністю.

Парцела – це структурна частина горизонтального розчленовування насадження, яка охоплює всю його товщу і виділяється за щільністю

населення окремих видів рослин і особливостями місця існування. Парцелями в лісовому насадженні є: групи дерев, ділянки насадження з різними домінантами в живому надґрунтовому покриві, невеликі прогалини.

Синузія – структурна одноярусна частина фітоценозу, яка складається з видів рослин, що належать до однієї або кількох екологічно близьких життєвих форм і відокремлені в часі і просторі [248]. До синузії входять рослини зі схожими вимогами до місця існування [109, 281, 297, 340, 399, 402, 435, 448]. Як синузії можуть розглядатися окремі яруси лісового угруповання. Для багатьох типів лісових фітоценозів характерна синузія ранньоквітучих рослин. Розрізняють синузії різних способів вегетативного відновлення, синузії чагарничків, синузії вегетативно рухливих рослин (або синузії нерухомих чи мало рухливих рослин) – стрижнекоренових, дернових.

Консорція – це ценотична популяція вільноживучої зеленої рослини разом з усіма пов'язаними з нею популяціями інших організмів (тварини, бактерії, гриби і т.п.) [341, 428]. Популяцію зеленої рослини називають ядром, або **детермінантом**, консорції, інші організми – **консортами**.

Як певну частину лісового фітоценозу іноді виділяють куртини. **Куртиною** називають частину лісового насадження, відособлену територіально або таку, що відрізняється усередині нього якимись морфологічними ознаками. Розмір куртин – до 1 га.

Важливим елементом архітекtonіки лісових екосистем є характер крон дерев. Він, передусім, визначається видовими особливостями рослин, але за рахунок адаптивної стратегії структура крон дерев може істотно змінюватися. Так, на прикладі дуба було показано, що на тип крони впливають екологічні умови місцезростання і процес формоутворення дерев (рис. 3.13).

Наведені вище поняття і терміни відображають дуже складну архітекtonіку лісових екосистем [471]. Фактично між окремими їх структурно-функціональними одиницями немає різких меж, але в цілому

проаналізована система понять і термінів допомагає аналізу й кращому розумінню складної територіальної організації лісів.

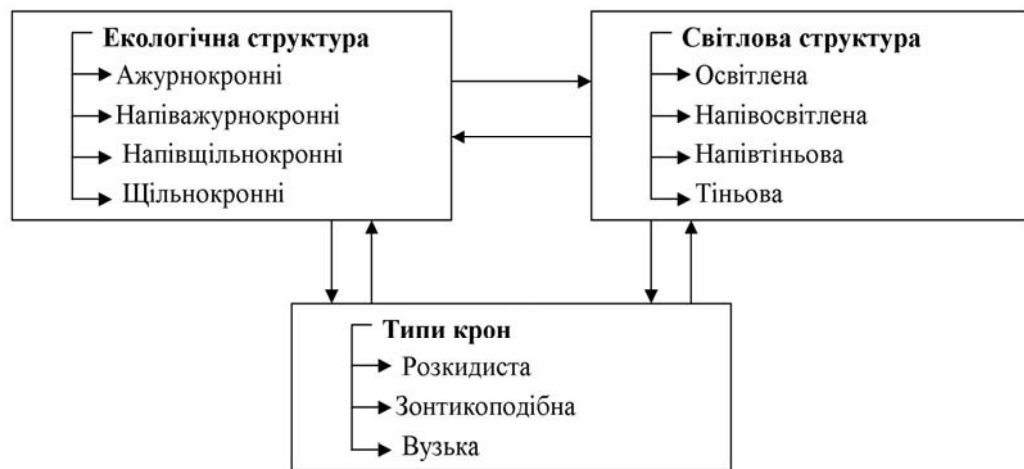


Рис. 3.13. Відповідність типів крон екологічній і світловій структурі в дуба [121].

3.4. Функціональні зв'язки в лісових екосистемах. Харчові ланцюги і потоки енергії

Загальне поширення лісових трав і чагарничків у лісових екосистемах визначається їх фітоценотичною стійкістю, що означає здатність рослин брати участь у формуванні фітоценозів і довгостроково утримувати за собою займану територію [240]. Помічено, що фітоценотична стійкість рослин є найбільшою в центральній частині ареалу.

У лісових екосистемах на склад нижніх ярусів великий вплив має порідний склад деревостану, зімкнутість деревного покриву і пов'язані з ними коливання освітленості [15]. Як механізм прямої дії деревних порід на трав'яно-чагарничковий ярус виступає структура фітогенних полів [281].

Для формування трав'яно-чагарничкового ярусу в будь-яких лісових екосистемах провідну роль відіграє структура фітогенних полів лісоутворювальних дерев. А.І. Морозкін та ін. [48] на підставі вивчення нижніх ярусів у соснових лісах дійшли висновку, що «загальне фітогенне поле непорушеного деревостану «не пускає» під покрив види, не властиві

цьому фітоценозу, – бур'янові і лучні види, на відміну від порушеного деревостану».

Для кожного з видів рослин у нижньому ярусі є свій оптимум зімкнутості крон. Так, у соснових лісах для росту і розвитку куничника наземного і орляка оптимальна зімкнутість деревостану сосни становить 0,3 – 0,4, для брусниці – 0,5, для чорниці 0,7 – 0,9, конвалії 0,3 – 0,5 [51].

С.Н. Іванова [116] запропонувала для зв'язку особливостей деревостану і ярусу трав і чагарничків низку кількісних моделей. Для лісів з переважанням ялиці і ялини вона встановила статистично достовірну обумовленість розвитку трав'яно-чагарничкового ярусу від повноти деревостану (рис. 3.14).

Рис. 3.14. Залежність фітомаси трав від повноти деревостану [116].

Функціональні зв'язки верхніх і нижніх ярусів у лісових екосистемах досить складні [480]. На них істотно впливає, крім розглянутих вище структурних особливостей лісів, також рівень їх мозаїчності. На прикладі *Platanthera bifolia* (L.) Rich це проілюстровано в роботі С.А. Дубровної [86]. Виявилось, що структура ценопопуляції *P. bifolia* в умовах мозаїчного фітоценозу представлена розмежованими в просторі ценопопуляційними

локусами різного віку, які формуються під впливом еколого-ценотичних умов.

Стійке обертання поколінь виду може здійснюватися в умовах одного фітоценозу, але приурочене до його різних мікроценозів.

Липа серцелиста є потужним ценозоутворювачем. Е.А. Платонова зі співавторами [257] показала, що в лісах з липою змінюється достатня кількість, морфологічна структура і життєвий стан багатьох видів лісових трав. Під наметом цього дерева поселяються деякі види трав, які мало характерні для лісового масиву в цілому. Тому липу серцелисту слід розцінювати як деревну породу, що підвищує біорізноманітність у живому надґрунтовому покриві лісів.

Склад трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових екосистемах визначається багатьма біологічними і екологічними особливостями видів рослин цього ярусу та підпорядковується деяким загальним правилам формування угруповань. М.Я. Кац [126] вважав, що види в угрупованнях об'єднуються на основі їх екологічної близькості. Було доведено, що між рослинами трав'яно-чагарничкового ярусу в лісах відбувається також активна ценотична взаємодія [102]. К.А. Куркін [161, 162] виділяв шість основних типів взаємовідносин між рослинами:

- 1) конкурентне співіснування, коли види ростуть разом, хоча й конкурують;
- 2) конкурентне протистояння, коли види, що спільно зростають, послаблюють один одного;
- 3) конкурентне виключення;
- 4) аменсалізм, що полягає в пригніченні сходів і проростків;
- 5) взаємовигідні відносини;
- 6) взаємовідносини автотрофних рослин з паразитами і напівпаразитами.

Дослідження в галузі аналізу асоційованості і сполученості видів у трав'яно-чагарничкового ярусу лісів різних типів [203] свідчать, що

ценотичні зв'язки між популяціями рослин, що складають трав'яно-чагарничковий ярус, різноманітні й істотні для структури особин і популяцій видів, що взаємодіють.

Існує думка [310], що в клімаксових лісах у трав'яно-чагарничковому ярусі завжди панують конкурентноспроможні види, а інші (толерантні й реактивні) знаходяться в «підлеглому становищі». Проте згідно з детальними дослідженнями, проведеними М.В. Раковою [267], у лісових угрупованнях існує велика група трав'янистих рослин, яка історично виробила здатність виживати за низької чисельності особин, зберігаючи високу життєздатність і нормальну структуру популяцій, і немає підстав вважати, що такі види знаходяться в «підлеглому становищі». Тому популяційно-ценотичний генезис трав'яно-чагарничкового ярусу є досить складним.

Іноді розрізняють: а) конкурентоспроможність рослин і популяцій; б) фітоценотичну толерантність (витривалість); в) реактивність – здатність максимально швидко освоювати вільні території. Такий поділ має явно штучний характер, оскільки ценотичні взаємодії рослин цілісні за своєю природою і наведені вище характеристики є не популяційними особливостями рослин, а типами стратегії видів.

За О.В. Смірною та ін. [310] фітоценотична поведінка видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу виявляється у таких особливостях: а) темпи розвитку; б) тривалість життєвого циклу; в) тип вегетативного розростання і відтворення; г) тривалість утримання території; д) репродуктивна здатність; є) біомаса та її річний приріст; ж) площа листової поверхні; з) тривалість та інтенсивність росту. На популяційному рівні до цього додаються ознаки, що характеризують просторову організацію: а) структура клонів; б) запас діаспор у ґрунті; в) тип вікової і просторової структури; г) щільність.

Фактично в більшості популяційних досліджень значна частина цих параметрів не береться до уваги, а наводиться лише інформація про вікову структуру популяцій і частково про чисельність і біомасу особин, якщо об'єктом роботи є ресурсна (лікарська, ягідна і т.п.) рослина. Тому

комплексне популяційне вивчення трав'яно-чагарничкового ярусу лісів становить актуальну наукову проблему.

Беручи до уваги розвиненість методології і методики сучасних фітодемографічних досліджень, на наш погляд, найбільш важливими (базовими) популяційними характеристиками, зокрема, на територіях заповідників і національних парків, є: а) тип життєвої стратегії; б) особливості великого і малого життєвого циклу; в) морфологічна структура генетів і раметів; г) морфометричні показники особин; д) темпи росту і розмір фітомаси особин; е) онтогенетична структура популяцій; є) віталітетна структура популяцій; ж) статева структура популяцій; з) хід та ефективність вегетативного і генеративного розмноження; и) тип розміщення особин у межах популяційного поля; і) загальна чисельність рослин; ї) щільність популяції [139].

Для рослин живого надґрунтового покриву лісових екосистем виявленість їхніх едифікаторних властивостей істотна. Так, *Vaccinium myrtillus* у соснових лісах формує до однієї тонни сухої речовини тільки в надземній частині на 1 га, що визначає потужність її дії на інші види трав [30]. З цими властивостями лісових трав пов'язаний їх вплив на процес природного відновлення лісоутворювальних деревних порід. Н.М. Березенко [26] встановив, наприклад, що молоді дубки краще приживалися на ділянках лісу з переважанням *Aegopodium podagraria* і набагато гірше на ділянках з домінуванням різних видів злаків і осок.

Формування трав'яно-чагарничкового ярусу залежить від різних форм антропогенних порушень лісових екосистем. Потужну дію спричиняють пожежі, частота яких збільшується в умовах глобального потепління клімату і збільшення кількості посух у літній період. Під час низових пожеж вигорає моховий ярус і залежно від інтенсивності пожежі вигорають трави і чагарнички. Під час верхових пожеж трансформується вся лісова екосистема. Після пожеж у травостой лісу зростає кількість видів-експлерентів [241].

3.5. Лісові трави і процес природного відновлення деревних порід

Починаючи з перших досліджень, ще в першій половині минулого століття, і закінчуючи сучасними роботами, неодноразово було доведено, що види рослин трав'яно-чагарничкового ярусу значною мірою впливають на початкові етапи природного відновлення всіх деревних порід [102, 349, 219, 348, 298 та багато ін.].

Залежно від складу і чисельності рослин у трав'яно-чагарничковому ярусі відбувається в тій чи іншій мірі зниження чисельності сходів і дрібного підросту всіх видів деревних порід і погіршуються показники їх росту. Так, при вивченні росту сіянців ялини було встановлено, що темпи їх росту в міру зростання проективного покриття лісових трав знижуються майже в три рази (рис. 3.15).

Рис. 3.15. Інтенсивність росту трирічних сіянців ялини залежно від проективного покриття лісових трав [219].

Відновлення сосни під покривом соснових лісів відрізняється певними особливостями. За даними Р.З. Хатмуліна та ін. [349] забезпеченість сосновим підростом зменшується за типами соснових лісів таким чином: сосняки зеленомохові – 43,0% > сосняки злакові – 10,6% > сосняки яглицеві – 8,6% > сосняки чагарникові – 4,6% > сосняки різнотравні – 1,5%, що яскраво відображає негативну дію більш розвиненого і збагаченого

видами трав'яно-чагарничкового ярусу на поновлювальний процес сосни. Аналогічно й на вирубках, за даними цих авторів, ріст сосни дуже пригнічується трав'янистими рослинами.

Вплив живого надґрунтового покриву на підріст деревних порід зрештою визначається специфікою еколого-ценотичної ситуації на площах відновлення та видовими еколого-фітоценотичними властивостями підросту певної деревної породи. У детальному дослідженні цієї проблеми В.Г. Скляр [298] доведено, що в *Acer platanoides* ценотичному оптимуму відповідають місцезростання з ослабленою інтенсивністю конкурентних стосунків в живому надґрунтовому покриві, де трав'яний ярус розріджений, а проективне покриття не перевищує 50%. Необхідною умовою є відсутність або наявність з незначною питомою вагою в нижньому ярусі лісу рослин з високою конкурентною потужністю (*Aegopodium podagraria*, *Convallaria majalis*) і домінуванням толерантних або реактивних видів. Найбільш сприятливі для появи і розвитку дрібного підросту *A. platanoides* мікроугруповання з невеликою кількістю *Viola mirabilis* L., *Galium odoratum* (L.) Scop. У *Quercus robur* ценотичному оптимуму реалізації природного відновлення відповідає місцезростання, у трав'яному ярусі якого домінують зелені мохи і/або *Convallaria majalis*, *Fragaria vesca*, відсутні злаки, а загальне проектне покриття живого надґрунтового покриву не перевищує 60%.

За даними Н.П. Шаньгіної [362], найбільша кількість життєздатного підросту ялини засвідчується в трав'яно-чагарничковому ярусі при переважному зростанні чорниці (*Vaccinium myrtillus*) і кислиці звичайної (*Oxalis acetosella*), а в мохово-лишайниковому – птіліума гребінчастого (*Ptilium crista-castrensis* Hedw.) і рітідіадельфуса тригранного (*Rhytidiadelphus triquetrus* Hedw.).

Таким чином, лісові трави і чагарнички – важливий чинник для відновлення всіх видів деревних порід.

Під час аналізу ролі трав у поновлювальному процесі не можна применшувати роль різних видів тварин. У дубових лісах при великій

чисельності кабана відбувається прискорення сукцесії, і це сприяє заміні дуба ясенем [11].

Головними екологічними проблемами рекреаційних зон з погляду можливостей природного відновлення деревних порід є наслідки механічних дій на ґрунт. Першим у рекреаційних лісах зазнає трансформації трав'яно-чагарничковий ярус, який є чутливим індикатором збільшення антропогенного навантаження. Під його впливом змінюється та збіднюється його видовий склад, зменшується поширення окремих видів, їх фітомаса і проективне покриття. З покриву зникає багато лісових видів, і з'являються бур'яни.

Проблема охорони лісів як цілісних екосистем є гострою упродовж усього ХХ століття і не втратила свого значення і в наш час [88, 89]. Основні напрямки її вирішення пов'язані з розвитком екологічної мережі України і правильним використанням усіх видів лісових ресурсів.

3.6. Лісові фітоценози Північного Сходу України

На підставі особистих польових геоботанічних описів за період з 2004–2015 роки і літературних даних Північного Сходу України [52, 56, 173, 175, 192, 224, 237, 239, 315, 466 та ін.] була розроблена наступна синтаксономічна схема лісів. Вона включає 49 асоціацій, 26 груп асоціацій та 5 формацій.

ТИП РОСЛИННОСТІ – SILVAE

Формація *Piceeta abietis*

Гр. ac. Piceeta (abietis) hylocomiosa

1. *Ac. Piceetum (abietis) vacciniosa-hylocomiosum*
2. *Ac. Tilieto-Piceetum galeabdolonosa-caricosum (pilosae)*
3. *Ac. Querceto-Piceetum caricosum (pilosae)*

Формація – *Pineta sylvestris*

Субформація: *Pineta sylvestris*

Гр. ac. –Pineta (sylvestris) hylocomiosa

4. *Ac. Pinetum (sylvestris) cladinoso – hylocomiosum*

5. *Ac. Pinetum (sylvestris) callunoso (vulgaris) – hylocomiosum*

6. *Ac. Pinetum (sylvestris) convallarioso (majalis) – hylocomiosum*

7. *Ac. Pinetum (sylvestris) festucoso (ovinae) – hylocomiosum*

8. *Ac. Pinetum (sylvestris) pteridiosa (aquilini) – hylocomiosum*

9. *Ac. Pinetum (sylvestris) vaccinoso (myrtilli) – hylocomiosum*

10. *Ac. Pinetum (sylvestris) vaccinoso (vitis-idaeae) – hylocomiosum*

Gp. ac. – Pineta (sylvestris) calamagrostidosa (epigeioris)

11. *Ac. Pinetum (sylvestris) calamagrostidosum (epigeioris)*

Gp. ac. – Pineta (sylvestris) nardosa (strictae)

12. *Ac. Pinetum (sylvestris) callunoso (vulgaris) – nardosum (strictae)*

Gp. ac. – Pineta (sylvestris) coryloso (avellanae) – vacciniosa (myrtilli)

13. *Ac. Pinetum (sylvestris) coryloso (avellanae) – vaccinosum (myrtilli)*

Gp. ac. – Pineta (sylvestris) asarosa (europaei)

14. *Ac. Pinetum (sylvestris) asarosum (europaei)*

Gp. ac. – Pineta (sylvestris) pteridiosa (aquilini)

15. *Ac. Pinetum (sylvestris) pteridiosum (aquilini)*

Gp. ac. – Pineta (sylvestris) franguloso (alni) – vacciniosa (myrtilli)

16. *Ac. Pinetum (sylvestris) franguloso (alni) – vaccinosum (myrtilli)*

Gp. ac. – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)

17. *Ac. Pinetum (sylvestris) vaccinosum (myrtilli)*

18. *Ac. Pinetum (sylvestris) hylocomioso – vaccinosum (myrtilli)*

Gp. ac. – Pineta (sylvestris) moliniosa (caeruleae)

19. *Ac. Pinetum (sylvestris) molinosum (caeruleae)*

20. *Ac. Pinetum (sylvestris) vaccinoso (myrtilli) – molinosum (caeruleae)*

21. *Ac. Pinetum (sylvestris) polytrichoso (communi) – molinosum (caeruleae)*

Gp. ac. – Pineta (sylvestris) sphagnosa

22. *Ac. Pinetum (sylvestris) vaccinoso (myrtilli) – sphagnosum*

Субформація: Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris)

Gp. ac. – Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)

23. *Ac. Querceto (roboris) – Pinetum (sylvestris) vaccinosum (myrtilli)*

24. *Ac. Querceto (roboris) – Pinetum (sylvestris) convallarioso (majalis) – vaccinosum (myrtilli)*

Субформація: Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris)

Гр. ac. –Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)

25. *Ac. Betuleto (pendulae) – Pinetum (sylvestris) vaccinosum (myrtilli)*

26. *Ac. Betuleto (pendulae) – Pinetum (sylvestris) molinoso (caeruleae) – vaccinosum (myrtilli)*

Формація – Querceta roboris

Субформація: Querceta roboris

Гр. ac. – Querceta (roboris) majanthemosa (bifolii)

27. *Ac. Quercetum (roboris) majanthemosum (bifolii)*

Гр. ac. – Querceta (roboris) aegopodiosa (podagrariae)

28. *Ac. Quercetum (roboris) aegopodiosum (podagrariae)*

29. *Ac. Quercetum (roboris) asaroso (europaei) – aegopodiosum (podagrariae)*

30. *Ac. Quercetum (roboris) caricoso (pilosae) – aegopodiosum (podagrariae)*

Гр. ac. – Querceta (roboris) convallariosa (majalis)

31. *Ac. Quercetum (roboris) convallariosum (majalis)*

Гр. ac. –Querceta (roboris) coryloso (avellanae) – convallariosa (majalis)

32. *Ac. Quercetum (roboris)coryloso (avellanae) – convallariosum (majalis)*

33. *Ac. Quercetum (roboris) coryloso (avellanae) – asaroso (europaei) convallariosum (majalis)*

Субформація: Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)

Гр. ac. – Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris) coryloso (avellanae) – aegopodiosa (podagrariae)

34. *Ac. Acereto (platanoiditis) – Quercetum (roboris) coryloso (avellanae) – aegopodiosum (podagrariae)*

35. *Ac. Acereto (platanoiditis) – Quercetum (roboris) coryloso (avellanae) – asaroso (europaei) – aegopodiosum (podagrariae)*

36. *Ac. Acereto (platanoiditis) – Quercetum (roboris) coryloso (avellanae) – asperulo (odorati) – aegopodiosum (podagrariae)*

Гр. ac. – Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris) stellariosa (holosteaе)

37. *Ac. Acereto (platanoiditis) – Quercetum (roboris) stellariosum (holosteaе)*

38. *Ac. Acereto (platanoiditis) – Quercetum (roboris) asaroso (europaei) stellariosum (holosteaе)*

39. *Ac. Acereto (platanoiditis) – Quercetum (roboris) caricoso (pilosae) – stellariosum (holosteaе)*

Субформація: Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris)

Гр. ac. – Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris) stellariosa (holosteaе)

40. *Ac. Tilieto (cordatae) – Quercetum (roboris) caricoso (pilosae) – stellariosum (holosteaе)*

41. *Ac. Tilieto (cordatae) – Quercetum (roboris) asaroso (europaei) – stellariosum (holosteaе)*

42. *Ac. Tilieto (cordatae) – Quercetum(roboris) aegopodioso – caricosum (pilosae)*

Формація – Betuleta pendulae

Субформація: Betuleta pendulae

Гр. ac. –Betuleta (pendulae) vacciniosa (myrtilli)

43. *Ac. Betuletum (pendulae) vaccinosum (myrtilli)*

Гр. ac. –Betuleta (pendulae) caricosa (pilosae)

44. *Ac. Betuletum (pendulae) caricosum (pilosae)*

Гр. ac. –Betuleta (pendulae) stellariosa (holosteaе)

45. *Ac. Betuletum (pendulae) stellariosum (holosteaе)*

46. *Ac. Betuletum (pendulae) caricoso (pilosae) – stellariosum (holosteaе)*

Гр. ac. Betuleta (pendulae)hylocomiosa

47. *Ac. Betuletum (pendulae) vaccinoso (myrtilli) – molinoso (caeruleae) – polytrichosum (communi)*

Формація – Populeta tremulae

Субформація: Populeta tremulae

Гр. ac. –Populeta (tremulae) stellariosa (holosteae)

48. *Ac. Populetum (tremulae) asaroso (europaei) – stellariosum (holosteae)*

Гр. ac. Populeta (tremulae) herbosa

49. *Ac. Populetum (tremulae) coryloso-latiherbosum*

Для порівняння з науковими працями сучасних дослідників України та країн Європи, які використовують еколого-флористичної класифікації рослинного покриву, нижче приведена основна синтаксономічна схема класифікації рослинності цим методом основних лісових фітоценозів регіону дослідження.

Клас ALNETA GLUTINOSAE Br.-Bl. et R. Tx. 1943

Порядок Alnetalia glutinosae R. Tx.

Союз Alnion glutinosae Malcuit 1929

Ac. Sphagno squarrosi-Alnetum Sol.-Gym. 1975

Ac. Carici elongatae-Alnetum W.Koch. 1926 ex Tx. 1931

Порядок Salicetalia auritae Doing 1962

Союз Salicion cinereae Th. Miller ex Gurs ex Passarge 1961

Ac. Salicetum pentandro-cinereae Passarge 1961

Ac. Betulo-Salicetum repentis Oberdorfer 1964

Клас QUERCO-FAGETEA Br.-Bl. et Vlieger 1937

Порядок Fagetalia sylvaticae Pawiowski 1928

Союз Quercu roboris-Tilion cordatae Solomeshch et Laivins 1993 ex Bulokhov et Solomeshch 2003

Ac. Mercurialo perrenis-Quercetum roboris Bulokhov et Solomeshch 2003

typicum Bulokhov et Solomeshch 2003

calamagrostietosum arundinaceae Onyshchenko 2009

corydaletosum cavae Onyshchenko 2009

Ac. Corylo avellanae-Pinetum sylvestris Bulokhov et Solomeshch 2003

Союз Alnion incanae Pawiowski 19228

Ac. Ficario-Ulmetum minoris Knapp 1942 em. J.

Matuszkiewicz 1976

Ac. Fraxino-Alnetum W.Matuszkiewicz 1952

Клас QUERCETEA PUBESCENTI-PETREAE Jakucs (1960) 1961

Порядок Quercetalia pubescenti-petraeae Klika 1933

Союз Quercion petraeae Zolyomi et Jakucs ex Jakucs 1960

Ac. Lathyro nigri-Quercetum roboris Bulokhov et Solomeshch 2003

Клас QUERCETEA ROBORI-PETREAE Br.-Bl. Ex R. Tx. 1943

Порядок Quercetalia roboris R.Tx. 1931

Союз Pino-Quercion Medw.-Korn. 1959

Ac. Querco-Pinetum (W. Matuszkiewicz 1981) J.

Matuszkiewicz 1988

typicum J. Matuszkiewicz 1982

coryletosum J. Matuszkiewicz 1982

molinetosum J. Matuszkiewicz 1982

Клас VACCINIO-PUCEETEA Br.-Bl. 1939

Порядок Dicrano-Pinion Libbert 1933

Союз Dicrano-Pinion Libbert 1933

Ac. Cladonio-Pinetum Juraszek 1927

Ac. Molinio caeruleae-Pinetum sylvestris W. Matuszkiewicz et
J. Matuszkiewicz 1973

Ac. Peucedano-Pinetum W. Matuszkiewicz (1962) 1973

Ac. Veronico incanae-Pinetum sylvestris Bulokhov et
Solomeshch 2003

Ac. Vaccinio uliginosi-Pinetum sylvestris Kleist 1929

Порядок Vaccinio-Piceetalia Br.-Bl. 1939

Союз Melico nutanstis-Piceion abietis (Killand-Lund 1981)

Onyshchenko 2005 prov.

Ac. Querco-Piceetum (W. Matuszkiewicz 1952) W.
Matuszkiewicz et Polak 1955

Клас ROBINIETALIA Jurko ex Hadau et Sofron 1980

Порядок Chelidonio-Robinietalia Hadau et Sofron 1980

Союз Chelidonio-Robinion Hadau et Sofron 1980

Ac. Chelidonio-Robinetum Hadau et Sofron 1963.

РОЗДІЛ 4
ЛІСОВІ ТРАВИ І ЧАГАРНИЧКИ ЯК ФАКТОР СТІЙКОСТІ
ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ

4.1. Життєві форми

Проблема класифікації життєвих форм і їх еволюційних взаємовідносин привертала увагу багатьох дослідників. Термін «життєва форма» був введений у 80-х роках XIX століття відомим датським ботаніком Є. Вармінгом – одним із засновників екології рослин. Найбільшу популярність (не лише серед екологів) здобула класифікація життєвих форм, запропонована великим датським ботаніком К. Раункієром. Раункієр дуже вдало виділив з усієї сукупності ознак життєвих форм одну надзвичайно важливу ознаку, що характеризує пристосування рослин до перенесення несприятливої пори року – холодної або сухої. Ця ознака – положення бруньок відновлення на рослині щодо рівня субстрату і снігового покриву.

За Раункієром, життєві форми рослин можна поділити на п'ять найголовніших типів: фанерофіти (Ph), хамефіти (Ch), гемікриптофіти (ПК), криптофіти (К) і терофіти (Th) (від грец. «фанерос» – відкритий, явний; «хаме» – низький, приземкуватий; «геми» – напів-; «криптос» – прихований; «терос» – літо; «фітон» – рослина).

Іншим прикладом використання однієї важливої ознаки життєвих форм для їх класифікації може бути принцип, запропонований Г.М. Зозуліним [115]. Принцип тут зовсім інший: життєво важливий передусім спосіб утримання рослинами площі їх зростання і способи поширення по ній, що загалом визначає співіснування рослин зі своїми сусідами по фітоценозу. Визначені п'ять основних типів життєвих форм:

- 1) редитивні – багаторічники, що не поновлюються при знищенні їх надземних частин (що «поступаються»);
- 2) рестативні – багаторічники, що поновлюються і «опираються» захопленню площі іншими рослинами;

3) ірруптивні – багаторічники, не тільки ті, що поновлюються, а й ті, що мають органи вегетативного розростання і розмноження, які «втручаються» і «захоплюють» територію в інших рослин;

4) вагативні – однорічні або двосезонні види, що не утримують площу і проростають кожного разу на новому місці, «кочівні» або «блукаючі»;

5) інсидентні – ті, що не займають окремої площі, «сидять» на інших рослинах (епіфіти, паразити).

Для комплексної оцінки пристосування рослин до середовища Є.М. Лавренко [165] запропонував поняття «екобіоморфа». *Екобіоморфа* – сукупність видів, схожих за морфологічними, біологічними і еколого-фізіологічними ознаками і за схожістю місць зростання.

Спеціально для лісових рослин А.Г. Крилов [154] розробив оригінальну систему їх життєвих форм. Л.Г. Ханіна та ін. [347] поділяли лісові трави на шість таких груп: Br – бореальна (види ялинових і ялиново-ялицевих лісів), Nm – неморальна (види широколистих лісів), Nt – нітрофільна (види чорновільшаних лісів), Pn – борова (види сухих борів), Md – лучно-узлісна (види луків, узлісь) і Wt – водно-болотна (прибережно-водних і внутрішньоводних місць життя, низинних та верхових боліт).

Для лісів помірного клімату найбільш корисною та інформативною є система життєвих форм Раункієра. Для групи видів нижнього ярусу лісів, що вивчаються і розглянуті вище, на Північному Сході України характерне переважання гемікриптофітів, на які зазвичай припадає більше ніж 60% видів рослин (рис. 4.1).

У принципі схоже співвідношення життєвих форм властиве лісовим екосистемам широколистяних лісів Євразії [125, 182]. У нижньому ярусі цих лісів в порядку зниження представленості зареєстровані довгокореневищні, короткореневищні, гронокореневищні, цибулинні та бульбові форми.

Рис. 4.1. Склад життєвих форм (у відсотках) групи видів трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем Північного Сходу України.

Склад життєвих форм групи видів трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем свідчить про високу адаптованість цих видів рослин до умов зростання. В основному це види рослин, у яких частини, що зимують, знаходяться в товщі або на поверхні ґрунту і покриті шаром листового опаду.

У найбільш поширеної групи гемікриптофітів до настання зими, після відмирання надземних пагонів, формуються бруньки на поверхні ґрунту на тих органах, що залишаються живими. Ці бруньки від зимових холодів оберігають брунькові луски, опад, підстилка і сніговий покрив. При настанні сильної ґрунтової посухи в літній час у багатьох гемікриптофітів частково або повністю відмирають надземні пагони, але зі збереженням живих бруньок на поверхні ґрунту. З початком теплого весняного періоду в осінньо-зимово-літньозелених рослин з бруньок швидко розвиваються нові надземні пагони. При цьому вони не витрачають енергії та часу на прорив шару ґрунту, що може бути складно, якщо останній ущільнений.

У криптофітів бруньки, що зимують, розвиваються на багаторічних підземних органах у товщі шару ґрунту. З одного боку, вони краще захищені

від зимових холодів (брунькові луски, шар ґрунту, опад, підстилка, сніговий покрив), але навесні пагони вимушені долати шар ґрунту, і тому у весняний період у них вегетація часто запізнюється порівняно з гемікриптофітами.

Терофіти в лісах представлені в основному інвазійними видами (34 види). До настання зими в них як органи зимування формується насіння, яке надійно захищає зародок поживними тканинами, шкіркою (часто ще і околорілляком). Надземні і підземні органи відмирають. Насіння (плоди) обпадає на поверхню ґрунту і взимку виявляється під захистом опаду, підстилки і снігового покриву.

Важливою адаптивною здатністю рослин нижніх ярусів лісів є зміна життєвої форми і морфологічної організації при сукцесійних або антропогенних трансформаціях лісових екосистем [136, 149, 295, 355, 477]. Раніше Дж. Антос [389] на підставі вивчення рослин трав'яного ярусу в лісах Північної Америки зазначав, що диференціація життєвих форм допомагає цим рослинам виживати в гетерогенному середовищі.

4.2. Еколого-фітоценотичні стратегії

У фітоценології розроблені класифікації рослин за їх здатністю до спільного зростання і ценотичної значущості. Загальні положення цих класифікацій можуть бути застосовані і до тварин, оскільки вони характеризують своєрідні стратегії видів, що визначають їх місце у біоценозах. Найчастіше використовуються системи Л.Г. Раменського і Д. Грайма.

Групи рослин, які займають схоже положення у фітоценозах, називають *фітоценодинами*. Л.Г. Раменський запропонував розрізнити серед рослин три типи стратегії – віоленти, патієнти і експлеренти. Він популярно характеризував їх як силовиків, витривальців і виконавців (тобто, заповнювачів вільного простору), уподібнюючи левам, верблюдам і шакалам. Віоленти мають високу конкурентну здатність в цих умовах: «енергійно розвиваючись, вони захоплюють територію і утримують її за собою,

пригнічуючи, заглушаючи суперників енергією життєдіяльності і повнотою використання ресурсів середовища». Патієнти в боротьбі за існування перемагають не енергією життєдіяльності і зростання, а пристосованістю до конкретних умов. Вони задовольняються тими ресурсами, які залишаються від віолентів. Експлеренти мають дуже низьку конкурентну потужність, проте вони здатні дуже швидко захоплювати території, що звільняються, заповнюючи проміжки між сильними рослинами, так само легко вони витісняються останніми.

Подальший розвиток уявлень про типи стратегій здійснений в численних роботах Грайма [426]. Він запропонував такі типи еколого-ценотичних стратегій: конкуренти, стрес-толеранти і рудерали (С, S і R відповідно). Розвиток уявлень про стратегію дозволив Грайму дійти висновку, що в природі реально існує безліч видів з різними комбінаціями ознак поведінки, так що не можна цілком віднести їх до жодного з трьох розглянутих типів стратегій. Це викликало необхідність виділити, крім первинних, також похідні (вторинні) типи. Грайм запропонував графічну модель, що демонструє співвідношення всіх типів, і провів ординацію видів, заздалегідь згрупованих за систематичними ознаками і особливостями життєвих форм, тривалістю життя та ін. (рис. 4.2).

Аналіз свідчить, що серед рослин нижніх ярусів лісів Північного Сходу України переважають S-стратегі, тобто патієнти, і перехідні від цієї групи CS-стратегі. Дійсно, зростання під наметом дерев пов'язане з дефіцитом багатьох ресурсів: світла і особливо його фотосинтетично активної частини спектру (зелена тінь), що перехоплюється наметом дерев і великих кущів, води, оскільки ґрунт значною мірою висушується домінуючими рослинами верхніх ярусів, мінеральних речовин і низки інших ресурсів.

Рис. 4.2. Трикутник еколого-фітоценотичних стратегій Д. Грайма [426].
(С – види конкуренти, S – види стрес-толеранти, R – види рудерали.)

4.3. Функціональні типи рослин трав'яно-чагарничкового ярусу

Сучасний стан концепції про функціональні типи рослин (ФТР) висвітлений Ю.А. Злобіним [114]. ФТР можна визначити як групу видів, які відрізняються схожим типом пристосувань до місця існування і схожим способом дії на біогеоценози, в яких вони мешкають. Ознаки рослин, використовувані при виділенні ФТР, – це переважно вимірювані, кількісні показники рослин, такі, що впливають на життєздатність і мають значення для їх адаптаційних можливостей. Найчастіше використовують при виділенні ФТР такі ознаки, як структура фітомаси особини, розгалуженість пагонів, морфологія і анатомія листя, тривалість існування листя, алокація речовин, тип репродукції, спосіб запилення, вміст сухої речовини в листі, біохімічний склад, рівень фізіологічних процесів.

Повний перелік функціональних ознак і методика обліку наведені в роботі Дж. Корнелісен та ін. [388], а через 10 років оновлені колективом авторів під керівництвом Perez-Harguindeguy [451]. Беззаперечною заслугою концепції ФТР є її об'єктивізм, що досягається завдяки кількісній оцінці функціонально значущих властивостей рослин. У межах парадигми ФТР класифікації типу Раункієра, Серебрякова або Грайма виступають як окремі випадки.

Концепція ФТР відрізняється гнучкістю. Вона може бути використана не лише для поділу видів рослин на групи відповідно до їх біологічних і адаптаційних властивостей, але цілком припустимим є застосування методології й методики ФТР до внутрішньовидових біологічних структур. У такому разі (залежно від підбору функціональних ознак) на популяційному рівні ФТР можуть бути визначені як сукупність локальних популяцій одного виду зі схожими адаптаційними і едифікаційними характеристиками. При цьому з'являється можливість функціонально-адаптивного вивчення різноманітності популяцій, з яких складається той чи інший вид рослини. На внутрішньопопуляційному рівні ФТР може розглядатися як група особин у популяції з аналогічними властивостями.

Використовуючи підходи, розвинені в межах концепції про ФТР, для групи рослин, що вивчається, нами була проведена з урахуванням даних, наявних в літературі, їх оцінка за п'ятьма основними характеристиками:

- 1) відношення до водного режиму місцезростання;
- 2) відношення до трофності ґрунту;
- 3) літньозеленість або зимозеленість листя;
- 4) будова структур вегетативного розмноження;
- 5) тип ареалу.

Різнманітність групи видів рослин, що вивчається, по відношенню до водного режиму виявилася високою (рис. 4.3). Серед них є п'ять екологічних груп, але переважають мезофіти, що відповідає ґрунтово-кліматичним умовам, характерним для лісових екосистем регіону. Другу позицію займають ксеромезофіти, що відображає певну посушливість території.

Досить широкою виявилася різноманітність рослин трав'яно-чагарничкового ярусу, які вивчалися нами по відношенню до родючості ґрунту (рис. 4.4).

Рис. 4.3. Різноманітність групи видів трав'яно-чагарничкового ярусу по відношенню до вологості в лісових екосистемах (%).

Рис. 4.4. Різноманітність групи видів трав'яно-чагарничкового ярусу по відношенню до родючості ґрунту в лісових екосистемах (%).

Переважають рослини – мезотрофи, але досить високою є і частка мегатрофів – видів, пристосованих до багатих ґрунтів, і лише меншою є частка оліготрофів, пов'язаних з бідними лісовими ґрунтами. Рослин-оліготрофів лише 19,3%.

У зв'язку з умовами зростання під наметом широколистяних і хвойних лісів види живого покриву склали дві групи (рис. 4.5). Переважали літньозелені види – їх 70,9% загальної кількості тих, що розглядаються, але значною виявилась і частка тих рослин, які мають вічнозелене листя. Таких видів 29,1%.

Рис. 4.5. Різноманітність групи видів трав'яно-чагарничкового ярусу за функціонуванням листкового апарату (%).

Досить значним є розмаїття досліджуваних видів рослин за будовою органів вегетативного розмноження (рис. 4.6). В основному (51,6%) – це довгокореневищні рослини, на другому місці – короткокореневищні види (35,5%).

Сучасний ареал видів рослин, що складають ядро трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових екосистемах Північного Сходу України, пов'язаний як з європейським, так і з азійським континентами (рис. 4.7). Переважають види євразійського ареалу (38,7%). Типи ареалів підкреслюють географічне положення України.

Рис. 4.6. Різноманітність групи видів трав'яно-чагарничкового ярусу за будовою органів вегетативного розмноження (%).

Рис. 4.7. Різноманітність групи видів трав'яно-чагарничкового ярусу за типами ареалу (%).

Для визначення загальної біолого-екологічної різноманітності досліджуваної групи вегетативно-рухливих рослин та їх схожості або відмінності був використаний кластерний аналіз. Види оцінювали за шістьма ознаками з відповідним кодуванням. При цьому кожен вид за тією або іншою ознакою характеризується тільки однією позицією.

Тип ареалу

- Євросибірський – 1
- Євразійський – 2
- Європейський – 3
- Циркумбореальний – 4

Життєва форма

- Гемікриптофіти – 1
- Геофіти – 2
- Хамефіти – 3
- Нанофанерофіти – 4

Відношення до водного режиму

- Гігрофіти – 1
- Гігромезофіти – 2
- Мезофіти – 3
- Ксеромезофіти – 4
- Ксерофіти – 5

Відношення до родючості ґрунту

- Мегатрофи – 1
- Мезотрофи – 2
- Оліготрофи – 3

Тип листкового апарату

- Літньозелене листя – 1
- Зимовозелене листя – 2

Тип органів вегетативного розмноження

- Довгокореневищні – 1

Короткокореневищні – 2

Надземні пагони стеблового походження – 3.

На основі кластерного аналізу, в якому зіставляються ознаки (рис. 4.8), бачимо що на рівні відстані Евкліда 4,4 чітко виділяється група нанофанерофітів (*Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*). Інші види утворюють схожі між собою кластери, за винятком *Orthilia secunda* і *Stellaria holostea*. Індивідуальність еколого-біологічних особливостей вегетативно-рухливих рослин нижнього ярусу лісу виявлена досить чітко, як і їх диференціація на окремі групи за комплексом із шести ознак. У цілому, рослини з вегетативною рухливістю в нижніх ярусах лісів Північного Сходу України складають досить цілісну групу функціональних типів. Саме рослини цієї групи видів становлять основу трав'яно-чагарничкового ярусу в тій чи іншій пропорції в основних лісових екосистемах регіону і забезпечують стійкість лісових екосистем та їх здатність до самопідтримання.

Рис. 4.8. Результати кластерного аналізу групи видів трав'яно-чагарничкового ярусу. (Нумерація видів рослин наведена відповідно до їх списку в розділі 2, п. 2.1).

4.4. Фітоценотична обумовленість сезонних ритмів розвитку лісових трав

Відповідно до винятково високої різноманітності функціональних і структурних типів у рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових екосистемах реєструється широка амплітуда фенологічних ритмів рослин [196, 220, 321].

У зв'язку з цим нами було поставлене завдання встановити особливості феноритмів групи видів лісових трав в межах невеликого географічного регіону, але з різницею щодо їх зростання в різних типах фітоценозів [139]. Досліджувані види трав'яно-чагарничкового ярусу були розподілені за періодами цвітіння відповідно на чотири групи:

- **ранньовесняні:** *Asarum europaeum*, *Equisetum sylvaticum*;
- **весняно-літні:** *Aegopodium podagraria*, *Calamagrostis arundinacea*, *Geranium sylvaticum*, *Glechoma hederacea*, *Rubus saxatilis*, *Stellaria holostea*;
- **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*;
- **літньо-осінні:** *Betonica officinalis*, *Calluna vulgaris*, *Orthilia secunda* (= *Pyrola secunda*), *Solidago virgaurea* (= *S. vulgaris*), *Stachys sylvatica*, *Urtica dioica*.

На підставі даних польових досліджень для кожного виду представлені фенологічні спектри, які мають п'ять періодів – догенеративна вегетація, бутонізація, цвітіння, плодоношення, постфлоральна вегетація. Вони складені за усередненими даними проходження фенофаз видів у різних субформація регіону проведення досліджень. На прикладі модельних видів охарактеризовані всі чотири групи рослин, встановлені субформації і групи асоціацій, умови зростання яких були сприятливими для того чи іншого виду.

Ранньовесняні види (рис. 4.9). Характерним представником є *A. europaeum*. 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. europaeum* триває 20 ± 3 дні, при цьому в перші вісім днів мала місце маточкова фаза цвітіння, а на 9 – 15 день – тичинкова фаза.

Рис. 4.9. Фенофази ранньовесняних видів: 1 – догенеративна вегетація, 2 – бутонізація, 3 – цвітіння / утворення спороносних пагонів, 4 – плодоношення / спороношення, 5 – постфлоральна вегетація.

Весняно-літні види (рис. 4.10). в якості модельних виступають *A. podagraria* і *S. holostea*. 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)*. Випереджальне цвітіння *A. podagraria* в першій з цих субформацій підтверджується також М.Г. Баштовим [18] у лісах Сумської області. Для *S. holostea* характерне цвітіння наприкінці квітня, термін якого залежав від умов року. В субформації *Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)* цвітіння на 3 – 4 дні

зафіксовано раніше, ніж у субформаціях *Tilieta (cordatae)* – *Querceta (roboris)* та *Betuleta pendulae*.

Рис. 4.10. Фенофази весняно-літніх видів: 1 – догенеративна вегетація, 2 – бутонізація, 3 – цвітіння, 4 – плодоношення, 5 – постфлоральна вегетація.

Літні види (рис. 4.11 – 4.13). Характерними представниками є *C. pilosa* та *V. myrtillus*. У *C. pilosa*, залежно від типу фітоценозу, цвітіння починалося 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» в деревостані. Загальна тривалість цвітіння становила в середньому 20 діб. Для *V. myrtillus* відмічали 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.

Рис. 4.11. Фенофази літніх видів: 1 – догенеративна вегетація, 2 – бутонізація, 3 – цвітіння, 4 – плодоношення, 5 – постфлоральна вегетація.

Рис. 4.12. Фенофази літніх видів: 1 – догенеративна вегетація, 2 – бутонізація, 3 – цвітіння, 4 – плодоношення, 5 – постфлоральна вегетація.

Рис. 4.13. Фенофази літніх видів: 1 – догенеративна вегетація, 2 – бутонізація, 3 – цвітіння, 4 – плодоношення, 5 – постфлоральна вегетація.

Літньо-осінні види (рис. 4.14). 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. В 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.

У цілому, встановлено, що початок цвітіння модельних видів лісових трав і чагарничків з однієї сторони закріплений генетично, а з іншої визначається погодними умовами поточного року і пов'язаний з термінами прогрівання лісового фітоценозу як цілісної екосистеми.

Рис. 4.14. Фенофази літньо-осінніх видів: 1 – догенеративна вегетація, 2 – бутонізація, 3 – цвітіння, 4 – плодоношення, 5 – постфлоральна вегетація.

Залежно від видового складу деревного пологу, його зімкнутості, а також наявності підліску і його щільності в різних типах фітоценозів, початок цвітіння в середньому за роками зміщується на термін від 2 до 4–5 днів. Це свідчить про специфічність ритміки розвитку рослин нижніх ярусів лісу залежно від типу фітоценозу і всіх структурних компонентів, які входять до його складу. Було також зазначено, що онтогенетично більш старіші парціальні кущі лісових чагарничків мають тенденцію зацвітати раніше, ніж парціальні кущі онтогенетичних станів g_1 і g_2 .

4.5. Фітоценотичні зв'язки лісових трав

У північно-східній частині України лісові угруповання займають значні площі і мають важливе екологічне та господарське значення. Ліси справедливо розглядаються як цілісні біолого-екологічні системи, в яких тісно взаємопов'язані два системотвірні блоки: 1) деревні рослини і 2) чагарничкові і трав'янисті рослини нижнього ярусу. При цьому в природних лісах трави і чагарнички підтримують стан деревного покриву через механізм відновлення, коли підріст деревних рослин за висотою перебуває в складі трав'яно-чагарничкового ярусу. Одночасно лісові трави і чагарнички виконують важливу діагностичну функцію при визначенні синтаксонів як при їх домінантній, так і при еколого-флористичній класифікації.

Ценофлори в межах нижніх ярусів хвойно-широколистяних лісів південної частини лісової зони Євразії є досить цілісними структурними формуваннями, особливо в центральних частинах градієнтів вологості і родючості ґрунту [139]. Вони утворені групою видів, що досить часто повторюється в різних лісових екосистемах. На прикладі зональних широколистяних лісів Південного Нечорнозем'я Росії це доводять матеріали Ю.А. Семенищенкова [291], подані на рис. 4.15.

Від біорізноманітності лісових трав і цілісності їх флористичних комплексів залежить стійкість лісових екосистем [383]. Проте, загальна

біорізноманітність і синтаксономічна значущість лісових трав залишаються ще недостатньо вивченими, а наявні розрізнені матеріали потребують узагальнення.

Рис. 4.15. Дендрит схожості флори ценозів синтаксонів широколистяних лісів [291]. Позначення синтаксонів: M-Qt – *Mercurialo perennis* – *Quercetum roboris* ass., *typicum* subass., M-Qf – *fraxinetosum excelsioris* subass.; G-Qt – *Georivali-Quercetum roboris* ass., *typicum* subass., G-Qd – *deschampsietosum cespitosi* subass.; L-Qt – *Lathyro nigri* – *Quercetum roboris* ass., *typicum* subass., L-Ql – *laserpitietosum latifolii* subass.; F-Q – *Filipendulo ulmariae* – *Quercetum roboris* ass.; C-Q – *Carici elongatae* – *Quercetum roboris* ass., V-Q – *Vaccinio myrtilli* – *Quercetum roboris* ass. Верхній індекс: чисельник – кількість описів, знаменник – кількість видів у ценофлорі синтаксону. Біля сполучних ліній – значення індексу Сьєренсена (K_s).

Рослини нижніх ярусів лісових угруповань здавна привертала увагу дослідників у зв'язку з їх господарськими, індикаційними та лісостабілізуючими функціями [309]. Центральне місце цих досліджень спрямоване на встановленні особливостей життєвих форм рослин нижніх ярусів лісів, темпів сезонного розвитку і екологічних ареалів [67]. Останніми десятиліттями розпочато активне вивчення рідкісних видів і тих, що знаходяться під охороною з блоку лісових угруповань [268]. З кінця ХХ і на початку ХХІ століть нижні яруси лісових фітоценозів досліджують у зв'язку з синтаксономічною значущістю їх складу, оскільки розвиток еколого-

флористичної класифікації лісів на основі принципів Браун-Бланке пов'язаний з виявленням діагностичних видів синтаксонів усіх рівнів.

Для лісових екосистем України вже проведені необхідні дослідження типологічного і синтаксономічного характеру. У монографії В.А. Соломахи [316] наведені основні синтаксони зі списками діагностичних видів. Ці види належать до різних життєвих форм, відрізняються різною тривалістю онтогенезу, мають екологічний оптимум і фенологічні ритми, що не збігаються. Однак спеціальні дослідження цих особливостей рослин нижніх ярусів лісу, що є діагностичними видами певних синтаксонів, відсутні.

Саме тому актуальним завданням є встановлення еколого-біологічної різноманітності і синтаксономічної пристосованості рослин нижніх ярусів лісових угруповань в Поліському регіоні на Північному Сході України (Східно-Європейська провінція Циркумбореальної області Голарктики). Для вирішення цього завдання нами використовувалися стандартні повні геоботанічні описи, виконані впродовж 2004–2015 рр., екологічні шкали Ландольта і матеріали геоботанічного районування з урахуванням сучасних методичних вимог. Об'єктами дослідження стала група рослин, найбільш характерних для нижніх ярусів лісових ценозів – соснових, дубових і мішаних лісів і використовуваних при домінантній класифікації лісових фітоценозів. Вони зіставлялися з групами діагностичних видів класів *Quercus-Fagetea* і *Vaccinio-Piceetea* в обсягах, визначених у роботах Дж. Кліка [439], В. Матушкевич [444] і В.А. Соломахи [315, 316]. При аналізі лісових трав і чагарничків враховувалися як їхні видові таксономічні особливості, так і закономірності популяційної організації [112, 311].

Флора Українського Полісся налічує більше 2100 видів судинних рослин, містить апофіти і гомерофоби. Вона формувалася з різних центрів і в цілому належить до флор міграційного типу [8, 9]. Це зумовлює певну гетерогенність флори лісових угруповань.

Результати біоекологічного, флористичного і синтаксономічного аналізу наведені в табл. 4.1.

Порівняльна характеристика діагностичних видів класів синтаксонів і поширених видів рослин Північного Сходу України

Характеристики	Порівнювані групи видів рослин, %		
	діагностичні види класу Quercu-Fagetea	діагностичні види класу Vaccinio-Piceetea	поширені види
1	2	3	4
Екологічна група			
- неморальні	81,3	0,0	61,5
- лучні	12,5	0,0	0,0
- бореальні	6,2	100,0	38,5
Терміни цвітіння			
- ранні	31,5	30,0	26,9
- середні	31,6	20,0	11,5
- пізні	36,9	50,0	61,6
Тривалість життя			
- багаторічники	100,0	100,0	100,0
Тип ареалу			
- європейський	26,3	0,0	15,4
- євразійський	52,6	20,0	38,5
- євросибірський	21,1	10,0	38,5
- циркумбореальний	0,0	70,0	7,6
Життєва форма			
- геофіти	35,3	30,0	30,7
- гемікриптофіти	58,9	20,0	50,0
- хамефіти	5,8	20,0	11,5
- нанофанерофіти	0,0	30,0	7,8
Режим зволоження			
- гідрофіти	0,0	20,0	23,1
- гігромезофіти	17,6	10,0	19,2
- мезофіти	52,9	30,0	46,2
- ксеромезофіти	29,5	30,0	7,0
- гелофіти	0,0	10,0	0,0
- ксерофіти	0,0	0,0	4,5
Трофність			
- мегатрофи	41,1	0,0	50,0
- мезотрофи	52,9	10,0	23,1
- оліготрофи	6,0	90,0	26,9

Продовження таблиці 4.1

1	2	3	4
Екологічний оптимум за шкалою Ландольта			
- зволоження	2,8	3,3	2,4
- родючість ґрунту	2,7	1,9	2,8
- освітленість	2,4	2,3	2,1
- температура	3,5	2,4	3,2

Аналіз показує, що досліджувані види живого надґрунтового покриву формують дві самостійні синузії: 1) лісових чагарничків та напівчагарників *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* та ін., 2) трав'янистих багаторічних рослин (*Aegopodium podagraria*, *Convallaria majalis* та ін.). У межах останньої синузії нами виділена весняна синузія (види роду *Scilla*). Для синтаксонів класів *Quercus-Fagetea* і *Vaccinio-Piceetea* характерна порівняно близька чисельність видів рослин з ранніми, середніми і пізніми термінами цвітіння, яка, очевидно, знижує конкуренцію за запилювачів. У групі поширених видів, навпаки, переважали рослини пізніх термінів цвітіння. Диференціація видів за термінами цвітіння тут була виявлена менше.

Встановлений чіткий контраст флористичного складу діагностичних видів класів *Quercus-Fagetea* і *Vaccinio-Piceetea*.

У першому з цих класів переважають неморальні види, тоді як у другому – бореальні. У групі поширених видів переважали неморальні трави.

Клас *Quercus-Fagetea* мав діагностичні види європейського і євразійського поширення, тоді як клас *Vaccinio-Piceetea* діагностували види циркумбореального походження. Це були переважно мезофіти і ксеромезофіти. У складі групи поширених видів, що мають підвищену частоту трапляння і значну кількість в обстежених лісах, більшою була питома вага гігрофітів і гігромезофітів.

Розподіл трав, напівчагарничків і дрібних чагарничків за порівнюваними флористичними групами виявився порівняно рівномірним.

Цибулинні геофіти пристосовані у своєму розвитку в основному до світлої фази в житті лісу і більш поширені в листяних лісах [279].

Цілком відповідає природі виділених синтаксонів відношення діагностичних видів до родючості ґрунту. Клас *Quercus-Fagetea* склали мега- і мезотрофи, тоді як у класі *Vaccinio-Piceetea* абсолютно переважали оліготрофи.

Точнішу характеристику порівнюваних флористичних груп дозволяють дати екологічні шкали. Отримані за екологічними шкалами Ландольта результати подані в табл. 4.2. У цілому, при узагальненні флористичних груп лісових фітоценозів у даному регіоні виявляється, що трав'янисті рослини нижніх ярусів знаходяться в амплітуді зволоження від середньосухого до вологого, в амплітуді багатства ґрунту – від бідних до середньобагатих, в амплітуді відношення до світла – від тіньових до напівтіньових видів і в амплітуді відношення до температури – добре прогрітих місцезростань. Такий розподіл видів цілком відповідає географічному положенню території, її геоморфології та історії використання лісів.

Одночасно встановлено (рис. 4.16), що екологічні режими в класах *Quercus-Fagetea* і *Vaccinio-Piceetea* досить чітко розрізняються щодо їх оцінки за екологічним пристосуванням діагностичних видів рослин. Від класу *Quercus-Fagetea* до класу *Vaccinio-Piceetea* суттєво (на 0,5 шкал Ландольта) підвищується зволоження.

Зміщення в бік зволоження є характерним для класу *Vaccinio-Piceetea*. Воно відбулося за рахунок двох асоціацій, які характерні для регіону досліджень. Це асоціації з *Molinia* і з *Vaccinium uliginosum* (обидва види вологолюбні), яких немає в класі *Quercus-Fagetea*.

Синтаксони класу *Vaccinio-Piceetea* займають місце життя з біднішим ґрунтом (на 0,8) і таким, що погано прогривається (на 1,1). При цьому тренд освітленості на рівні ярусу живого покриву залишається в межах порівнюваних синтаксонів видів.

**Порівняльна характеристика видів досліджуваних рослин за
екологічними шкалами Ландольта**

Вид	Бали за шкалою Ландольта				
	воло- гість	pH	родю- чість	гумус	освіт- лення
Клас Quercو-Fagetea					
<i>Aegopodium podagraria</i>	3	3	4	4	2
<i>Convallaria majalis</i>	2	4	2	3	2
<i>Lathyrus vernus (= Orobus vernus)</i>	3	4	3	3	2
<i>Melica nutans</i>	2	3	2	3	2
<i>Stellaria holostea</i>	3	2	3	4	2
Vaccinio-Piceetea					
<i>Maianthemum bifolium</i>	3	2	3	4	2
<i>Orthilia secunda (= Pyrola secunda)</i>	3	3	2	4	2
<i>Trientalis europaea</i>	4	2	2	4	3
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	3	2	2	4	3
<i>Vaccinium myrtillus</i>	3	1	2	5	2

Рис. 4.16 Тренди чотирьох екологічних чинників від класу Quercо-Fagetea до класу Vaccinio-Piceetea: 1 – зволоження; 2 – трофність; 3 – освітленість; 4 – температура.

Група видів лісових трав за екологічним статусом посідає проміжне положення, що пояснюється їх евритопністю. Для видів рослин цієї групи характерна наявність вегетативного розмноження поряд з досить ефективним розмноженням генеративним способом. Евритопність і поєднання двох типів розмноження – головні причини широкої представленості видів цієї групи в різних синтаксонах.

Таким чином, на основі порівняльного флористичного аналізу встановлена висока флористична біорізноманітність лісових фітоценозів Північного Сходу України і гетерогенність їх флори. Показана флористична відмінність двох основних класів рослинності цього регіону і виявлено, що для класу *Quercio-Fagetea* характерними є висока трофність і добра прогрітність при дещо зниженій вологості ґрунту, тоді як для класу *Vaccinio-Piceetea* головною відмінною особливістю є низька родючість ґрунтів.

Актуальним завданням подальших досліджень залишається вивчення стійкості популяцій лісових трав при відновних лісових сукцесіях на заповідних природних територіях і до антропогенних навантажень у лісах активного господарського використання.

РОЗДІЛ 5

АДАПТАЦІЯ РЕПРОДУКЦІЇ ВЕГЕТАТИВНО-РУХОМИХ РОСЛИН ДО
ЕКОЛОГО-ФІТОЦЕНОТИЧНИХ УМОВ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ**5.1. Репродуктивний процес у рослин лісових екосистем**

Розмноження в широкому розумінні – це процес формування на материнських особинах тих чи інших зачатків (діаспор), здатних утворювати нові особини, генетично подібні до материнської рослини. У лісових рослин має місце три типи розмноження: статеве, безстатеве і вегетативне. Щодо насінневих рослин, то їм властиве тільки статеве і вегетативне розмноження. Нерідко в конкретних ситуаціях у певних видів рослин переважає певний тип із цих двох. У лісових трав часто домінує вегетативне розмноження. Однак Р.Є. Левіна [169] справедливо наголошувала, що «з погляду стратегії життєздатності виду вегетативне розмноження і відновлення цілком себе виправдовують лише в поєднанні з насінним». Таке поєднання на практиці і засвідчується в рослин нижніх ярусів лісових екосистем.

Насіннєве розмноження є багатоетапним процесом. Перший етап – формування генеративних бруньок, квіток і цвітіння, що визначається станом материнської рослини. Другий етап – запилення і запліднення – вже має комплексний характер, оскільки залежить не лише від стану рослин, але й від функцій агентів, що забезпечують транспортування пилку. Визрівання насіння і плодів обумовлене здебільшого життєвим станом материнських рослин, тоді як їх дисперсія майже цілком залежить від зовнішніх агентів (окрім явища автохорії). Цим важливим проблемам присвячено кілька монографій: проблемам цвітіння і запилення – монографія К. Фегрі і Л. Ван дер Пейла [343], проблемам дисперсії насіння – монографія Р.Є. Левіної [168]. Досить добре розроблені і методи вивчення репродукції у рослин [73, 195, 394, 481].

Вивчення репродуктивної біології й екології вимагає чіткого виявлення набору ознак, які характеризують цей процес на всіх його етапах і повинні

реєструватися при вивченні репродукції. З погляду лісової екології особливо важливі кількісні ознаки репродукції: кількість квіток, що продукується рослиною, величина репродуктивного зусилля, кількість діаспор – як з розрахунку на одну особину, так і на одиницю поверхні території тощо.

При генеративному розмноженні ключовими й критичними виявляються такі етапи, як цвітіння і його тривалість, запилення, визрівання плодів і насіння, дисперсія, збереження насіння в ґрунті і здатність формувати ґрунтові банки насіння.

За значущістю насінної репродукції корисно використати таку класифікацію видів рослин з поділом їх на чотири категорії [127]:

D – види, їх виживання засноване цілком на ефективній широкомасштабній дисперсії насіння;

S – види, виживання яких засноване на створенні ґрунтового банку насіння;

Z – види, які виживають за рахунок тривалого збереження життєздатного насіння всередині плодів (шишок);

V – види, які виживають в основному завдяки вегетативному розмноженню.

Вегетативно-рухомі лісові трави і чагарнички лісових екосистем, як правило, належать до категорії V-видів.

У цілому, слід зауважити, що репродуктивний процес складний, багатоетапний, контролюється численними екологічними чинниками і значною мірою залежить від рівня життєздатності рослин, які беруть участь у репродукції. Здатність стійко існувати в певних типах фітоценозів і заселяти угруповання сукцесійного статусу цілком визначається не лише екологією дорослих особин, але передусім процесами дисперсії діаспор, збереження їх життєздатності і здатністю формувати сходи [474].

5.2. Екологія і біологія репродукції у основних лісоутворюючих деревних порід Північного Сходу України

Як було показано вище, види деревних рослин у північно-східному регіоні України досить різноманітні – їх налічується близько двох десятків порід. Однак, при цьому в репродуктивному процесі в них зафіксовано багато спільних рис і особливостей. Практично в усіх (з невеликим винятком) переважають анемофілія як спосіб запилення та анемохорія як спосіб поширення діаспор [348]. Вегетативне розмноження здебільшого відсутнє або не відіграє істотної ролі в їх житті. Вітер і вода – головні посередники, необхідні деревним рослинами для успіху репродуктивного процесу. Як зазначалося вище, істотні ґрунтові банки насіння в цієї групи лісових рослин не створюються.

Розмір насінневої за роками в деревних порід варіює. Періодичність насінневої – це одна з біологічних особливостей, пов'язаних передусім з витратою великої кількості запасів пластичних речовин при формуванні щедрого урожаю.

Урожайність насіння дерев залежить від біологічних особливостей і зовнішніх умов середовища, які взаємопов'язані. Велику роль в урожаї насіння відіграють погодні умови, особливо під час цвітіння і дозрівання. До біологічних особливостей відносять вік і генотип дерев. Для стійкої насінневої необхідно, щоб рослина пройшла ювенільний етап розвитку, в період якого спостерігається активний вегетативний ріст і закладаються генеративні органи. Це відбувається тим швидше, чим сприятливіші зовнішні умови. Раніше за інших генеративного стану досягають світлолюбні породи. З віком урожайність підвищується, що пов'язане не лише зі зміною фізіологічного стану дерев, а зі збільшенням розмірів крон і кількості плодоносних паростків.

Зрозуміло, що плодоношення різних видів деревних порід має свої особливості.

У сосни звичайної чоловічі і жіночі шишки з'являються на паростках поточного року наприкінці квітня. Чоловічі і жіночі шишки формуються на різних паростках. Чоловічі шишки зібрані групами і утворюють колосоподібне суцвіття, розташоване біля основи молодих пагонів. 80% дерев сосни мають змішаний тип цвітіння і 20% – з переважанням чоловічих або жіночих шишок. Запліднення відбувається на тринадцятий місяць після цвітіння, тобто в червні наступного року. По довжині крони шишки розміщені по-різному: у її верхній частині переважають жіночі шишки, у середній частині крони – ті та інші в рівній пропорції, а в нижній частині – чоловічі [215].

Як правило, найбільш якісне насіння обпадає ближче до материнського дерева. Це ілюструють дані за схожістю, енергією проростання і часткою порожнього насіння *Pinus sylvestris*. Два перші показники знижуються тим більше, чим далі поширюється насіння від материнського дерева (рис. 5.1).

Важливою особливістю дуба є те, що під час цвітіння зав'язь недорозвинена, тому запліднення в дуба відбувається через півтора-два місяці після запилення. На Північному Сході України жолуді дозрівають тільки до кінця вересня.

Береза – однодомна рослина з роздільностатевими квітками. Дальність розльоту насіння берези, як і рясність плодоносіння і якість насіння, залежать від віку насаджень, класу зростання, сторін світу і глибини крони. Дальність розльоту основної маси насіння берези становить 50 – 200 м від джерела обнасення. Кількість продукovanого насіння досягає 27 – 151 млн шт./га.

Серед інших деревних порід регіону липа відрізняється тим, що є ентомофільною рослиною. Цвітіння і нектаровиділення в липи обумовлені низкою географічних, кліматичних, біотичних, екологічних, едафічних, орографічних, лісівничо-агротехнічних і багатьох інших специфічних особливостей. Липа належить до безнектарникових рослин.

Рис. 5.1. Зміна якості насіння сосни звичайної залежно від відстані до материнського дерева [за С.А. Денисовим, за матеріалами сайту <http://csfm.marstu.net/elearning/vozobnovlenie/text/3.1.html>].

У її квітках нектар виділяється спеціальною нектароносною тканиною (основою пелюсток чашки) і утримується на м'ясистому чашолистку з внутрішнього боку. Виділений таким чином нектар назад не всмоктується. Для виділення нектару таким «нектарником» необхідно, щоб усі частини рослини були цілком життєздатними, пружними і містили в собі достатню кількість води. Поширення дозрілого насіння липи відбувається за допомогою вітру, особливо по сніговому насту, а також при участі тварин (гризуни) або птахів. Помітна особливість насіння – низька ґрунтова схожість. Схожість їх різко знижується через те, що дозріле насіння восени

часто залишається висіти на гілках до весни наступного року, і відмічається вплив зимових морозів.

У ясена звичайного плід – односім'яна довгаста крилатка. Плоди дозрівають пізно восени і частково залишаються на дереві до весни. Найбільша кількість крилаток обпадає в листопаді.

Особливістю клена гостролистого є наявність квіток трьох типів: двостатеві, жіночі (з розвиненою зав'яззю і недорозвиненими тичинками) і чоловічі (з добре розвиненими тичинками і недорозвиненою зав'яззю, що ніколи не дає плоду). Цвіте він до повного розпускання листя. Запилюється клен гостролистий комахами. Насіння клена дозріває у вересні-жовтні місяці.

Оскільки ґрунтового банку деревні породи майже не утворюють, тому умови при проростанні насіння в рік, наступний за плодоносінням, є важливими. За незначних розмірів ґрунтових банків їх розмір на кількість сходів, що з'являються, впливає мало, як це бачимо на прикладі ялини звичайної (рис. 5.2).

Рис. 5.2. Залежність кількості підросту ялини від розміру ґрунтового банку насіння [361].

У цілому, завдяки м'яким кліматичним умовам, характерним для Північного Сходу України, порівняно з зоною хвойних лісів Євразії для цвітіння і плодоносіння деревних порід умови цілком сприятливі. Низька стійкість лісів регіону, зміна порід і незадовільне природне відтворення в окремих типах лісу в основному пов'язана з антропогенними чинниками.

5.3. Екологія і біологія репродукції у трав і чагарників в лісових екосистемах Північного Сходу України

У лісових трав і чагарників існує дві основні форми розмноження: насіннєве (або спорами у спорових рослин) і вегетативне. Особливостям життєвого циклу і репродукції цієї групи рослин присвячені спеціальні огляди [139, 400, 479].

Лісові трави і чагарнички внаслідок високої видової різноманітності характеризуються великою різноманітністю способів запилення і поширення насіння [453]. Проте в певному розумінні характер репродукції рослин нижнього лісового ярусу є контрастним по відношенню до репродукції лісоутворювальних деревних порід. У запиленні в трав і чагарників лісових екосистем переважають різні форми зоофілії, у першу чергу ентомофілія, а серед механізмів поширення плодів і насіння також панує зоохорія – плоди здебільшого соковиті, на насінні можуть бути придатки, які використовують в їжу комахи. У цілому в запиленні й поширенні діаспор у рослин нижніх ярусів лісів провідну роль відіграють тварини. Це позитивно впливає на стійке збереження таких видів в екосистемі, що залежить від різноманітності і достатньої чисельності видів лісової фауни.

Специфічною рисою лісових трав у помірній зоні є відсутність вузької спеціалізації процесу запилення. Квіти зазвичай білі або світлих тонів, найчастіше актиноморфні, тому отримання нектару й поширення пилку доступне комахам з різною формою тіла і різного розміру. Близько 40% видів лісових трав лісових екосистем помірною поясу мають автогамію [393]. Але

здебільшого дослідники реєструють дефіцит запилення в лісових трав як одну з ключових причин низького рівня плодоносіння.

Дж. Далгрен [410] при вивченні великої групи особин *Actaea spicata* у 25 різних місцях встановив, що в 83% випадків цвітіння цих рослин визначається температурою ґрунту і зімкнутістю деревостану та трав'яного ярусу. Відповідно рослини на схилах південної орієнтації зацвітали раніше.

Коло запилювачів в ентомофільних видів дуже широке: бджоли, джмелі, метелики, жуки й інші групи комах. Мають місце різноманітні пристосування до запобігання самозапилення. В *Oxalis acetosella* квітки клейстогамні, вони відрізняються укороченим стовпчиком порівняно з нормальними квітками. У цієї самої рослини добре виражені на пелюстках покажчики нектару у вигляді рожевих жилок.

За наявності досить широкого набору пристосувань, які забезпечують запилення квіток, у лісових трав часто низький рівень плодозав'язування залежить від нестачі запилення [419]. Дефіцит пилку, як показали дані Т. Асман зі співавторами [390], зібрані впродовж 20 років, є головною особливістю репродуктивного процесу лісових трав і чагарничків.

Узагалі всім видам лісових трав і чагарничків властива дещо часткова розбіжність піків цвітіння. Вище було показано, що по феноритмах лісові трави підрозділяються на 4 групи, що є особливістю лісів Північного Сходу України. Це важлива адаптаційна ознака, що дозволяє рослинам підвищувати шанси на досить повне запилення квіток. Для прикладу на рис. 5.3 наведені криві цвітіння двох лісових трав – *Pyrola secunda* і *Chimaphila umbellata*. Видно, що в першого з цих видів два піки масового цвітіння, а в другого – один, але зміщений відносно першого виду на дещо пізній термін.

На реалізацію генетично закладених ритмів цвітіння істотну коригуючу дію, згідно з М. Феннером [418], справляє структурна мозаїчність фітоценозу. Відіграє роль і мозаїчність самого трав'яно-чагарничкового ярусу.

Рис. 5.3. Криві цвітіння двох видів лісових трав. На горизонтальній осі календарні терміни, на вертикальній – відсоток квітучих рослин (верхня позначка відповідає 100%) [431].

У ретельно проведеному дослідженні Р. Брісом зі співавторами [403] визначалася кількість відвідувань комахами-запилювачами квіток лісової трав'янистої рослини *Listera ovata* в популяціях з різною кількістю особин. Виявилось, що до певного кількісного порогу числа особин у популяції кількість відвідувань квіток запилювачами збільшувалася, що вказує на перевагу вибору комахами місць з підвищеною концентрацією рослин. Однак після досягнення певного порогу особин *Listera ovata* частота відвідувань квіток запилювачами знижувалася. Це було простим наслідком дефіциту запилювачів (рис. 5.4). У цій конкретній ситуації такою пороговою чисельністю стало 30–40 рослин *Listera ovata*, що спільно зростають. Ці результати свідчать, що в лісових екосистемах купчасте зростання квітучих рослин дає їм суттєву перевагу в запиленні квіток і успішній плодозав'язі.

Рис. 5.4. Частота відвідування комахами-запилювачами квіток *Listera ovata* залежно від числа рослин в локальній популяції [403].

Негативним чинником для запилення неморальних і бореальних видів лісових трав є фрагментація лісів. У цих умовах різко змінюється склад ентомофауни, і недозапилення квіток у рослин трав'яно-чагарничкового ярусу у фрагментованих лісах набуває масового характеру [470].

Розмір насіння і плодів у лісових трав і чагарничків дуже різноманітний. Він варіює від великого до так званого пилоподібного насіння (представники родини орхідних). Відповідно варіює і запас поживних речовин у насінні [376].

За способом поширення плодів і насіння в лісах, за підрахунками О.П. Семенової зі співавторами [290], домінують: балісти – 80 видів, анемохори – 72, барохори – 68, зоохори – 45, є мірмекохори – 12, автомеханохори – 6, гідрохори – 3, досить багато антропохорів – 30 видів. Переважно пристосовані до значного поширення на нові місця зростання зоохори й антропохори, плоди і насіння яких розносять тварини (ссавці, птахи) і люди (на взутті, на одязі, на колесах транспорту). Меншою мірою це властиве анемохорам і мірмекохорам, особливо, автомеханохорам, балістам і барохорам. В останніх насіння обсипається в безпосередній близькості до материнської рослини.

Рівень репродукційного процесу в рослин нижнього ярусу значною мірою залежить від життєвого стану особин. Він, у свою чергу, визначається

багатьма чинниками. Серед них значну роль відіграє структура фітогенних полів лісоутворювальних деревних порід. Т.В. Пааль [232] установлено, що у *Vaccinium vitis-idaea* у межах фітогенних полів ялини кількість сформованих плодів набагато нижча, ніж поза межами таких полів. Ще більш важливою є діяльність фітофагів. В *Actaea spicata* тварини знищують до 80% плодів [485].

Кінцевий результат поновлювального процесу в деяких видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу залежить від створення ґрунтового банку діаспор, його видового складу, тривалості збереження ними життєздатності і загального розміру такого банку. У широколистяних лісах у складі ґрунтового банку насіння переважають діаспори не аборигенних лісових видів, а видів відкритих місцезнаходжень [234]. У циклі робіт В.В. Петрова [244, 245, 246] з'ясовано, що в корінних хвойних лісах ґрунтовий запас діаспор невеликий і становить зазвичай 1000 – 1500 шт./м². Серед лісових видів у складі ґрунтового банку насіння найчастіше міститься насіння берези, а також деяких видів лісових трав і чагарників (*Carex pilosa*, *Rubus idaeus*). Залежно від типу лісу насіння може зосереджуватися в одних випадках у підстилці, а в інших – переважно в мінеральному шарі ґрунту.

Н.С. Богданова [31] у хвойно-широколистяному лісі Брянської області при вивченні насінневого розмноження групи лісових трав (*Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Carex pilosa*, *Convallaria majalis*, *Geum urbanum*, *Glechoma hederacea*, *Lathyrus vernus*, *Mercurialis perennis*, *Polygonatum multiflorum*, *Pulmonaria obscura*, *Rubus saxatilis*, *Stellaria holostea*, *Viola mirabilis*, *Viola odorata*) встановила, що в окремих випадках їх насіння може розноситися на відстань до 1 км, хоча частіше поширюється на менші відстані. Для вивчених нею видів рослин були характерні автохорія (вилягання пагонів, балістохорія, амфікарпія), синзоохорія (мірмекохорія, поширення насіння мишоподібними гризунами, птахами), ендозоохорія. Усім видам, які вивчалися, властиве поєднання різних способів поширення насіння.

За генеративного розмноження важливою біологічною характеристикою є так зване репродуктивне зусилля, яке характеризує внесок органічних речовин та енергії в репродуктивний процес. Методи обчислення його різні і залежать від життєвої форми рослини. Найчастіше репродуктивне зусилля наводять як частку фітомаси репродуктивних структур від загальної фітомаси рослини і виражають у відсотках [311, 396].

Важлива загальна особливість репродукції переважної більшості лісових трав полягає в здатності до вегетативного розмноження й формування клонів. Особливості репродукції вегетативно-рухомих рослин наведені нижче в наступних розділах.

5.4. Вегетативне розмноження – основний спосіб самопідтримання у видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу

Вегетативне розмноження поширене серед лісових трав і чагарничків. Воно компенсує можливу низьку ефективність генеративного розмноження в лісових екосистемах з високою видовою насиченістю та жорсткими конкурентними стосунками. Вегетативне розмноження еволюційно виявилось корисним у зв'язку з нерухомістю рослинних організмів і частими випадками відчуження їх надземної частини тими чи іншими фітофагами. У цих умовах здатність до відростання виявилась найважливішим пристосуванням до виживання. У зв'язку з цим Р.Є. Левіна [169] зазначала, що в рослин вегетативне розмноження, по суті, виконує дві функції: по-перше, воно забезпечує довговічність існування особин завдяки відростанню і, по-друге, підвищує чисельність особин в екосистемі (власне розмноження). Має вегетативне розмноження й іншу прогресивну особливість. Молоді нові особини при вегетативному розмноженні краще забезпечені всіма видами ресурсів завдяки зв'язку з материнськими рослинами, і тому їх виживання набагато вище, ніж у молодих рослин, що беруть початок від діаспор генеративного розмноження.

При оцінці вегетативного розмноження має значення довжина відповідних структур (кореневищ, коренів з кореневими відростками, вусів тощо), їх здатність до галуження і глибина залягання [395].

Від вегетативного розмноження як біогеоценотичного процесу слід відрізнити партикуляцію. Хоча деякі автори вбачають у ній деякі явища омолодження, фактично це не так. **Партикуляція** – це продовження життя особини за рахунок ювенільних тканин, що збереглися. Продовження це дуже короткострокове, і партикуляцію слід розглядати як форму відмирання рослин.

Оцінюючи поширення вегетативного розмноження в лісових трав і чагарничків, слід зауважити, що воно не випадкове, а є результатом тривалого адаптаційного процесу до існування цих рослин в умовах складної багатовидової екосистеми. Генеративне розмноження – багатоетапний процес, для завершення якого необхідні визначені і часом специфічні зовнішні чинники та умови (наприклад, наявність комах-запилювачів певного виду), тоді як вегетативне розмноження одноетапне і меншою мірою залежить від екологічного середовища.

Має вегетативне розмноження й суто генетичні переваги – зберігається в цілості початковий генотип тієї форми рослин, яка в умовах лісової екосистеми виявилася найбільш пристосованою й ефективною.

Реалізація вегетативного розмноження в лісових трав обумовлена умовами зростання. В умовах оптимуму воно відбувається ефективніше. У спеціальному дослідженні Джеквеміна [465] вегетативного розмноження *Paris quadrifolia* в цієї рослини на родючіших ґрунтах із гарним зволоженням формувалася більша кількість кореневищ, які охоплювали більший простір порівняно з іншими типами місць існування.

У цілому, наявність різних форм вегетативного розмноження в рослин трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем при збереженні здатності до генеративного розмноження є як їх еволюційною, так і еколого-фітоценотичною перевагою.

5.5. Формування та структура клонів

Для всіх видів вегетативно-рухливих рослин характерне формування клонів, які є сукупністю раметів – нащадків одного генета. Завдяки формуванню клонів такі рослини виявляються конкурентно більш стійкими, здатними захоплювати простір і надовго його утримувати, не допускаючи заселення на територію клона інших видів рослин. Дає переваги клоновість і при сукцесійних змінах лісових фітоценозів [408, 411].

В межах кожного клону розміщення кущів різного вікового стану не випадкове, при цьому за співвідношенням парціальних кущів різного вікового стану клони істотно відрізняються один від одного. Для оцінки загального онтогенетичного статусу клонів нами були розроблені з урахуванням підходів М.В. Глотова [58] нові індекси [139]: *Index innovation* – $I_{inn.}$ (індекс відновлювання), *Index senilis* – $I_{sen.}$ (індекс старіння) та *Index generative* – $I_{gen.}$ (індекс генеративності). Вони обчислювались за такими формулами:

1. $I_{inn.}$ – відношення передгенеративних парціальних кущів до загальної їх кількості:

$$I_{inn.} = \frac{\sum_{i=1}^{p-v} n_i}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i} \cdot 100, \quad (5.1)$$

де p , v , s – вікові стани парціальних кущів у стандартних позначеннях.

В індексі відновлення частка догенеративних рамет клона вказує на його активне розростання, відбувається шляхом захоплення нової території.

2. $I_{sen.}$ – відношення парціальних кущів онтогенетичних станів g_3 , ss і s до загальної їх кількості:

$$I_{sen.} = \frac{\sum_{i=1}^{g_3-s} n_i}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i} \cdot 100, \quad (5.2)$$

3. $I_{gen.}$ – відношення кількості молодих генеративних парціальних кущів (g_1, g_2) до їх загальної кількості:

$$I_{gen.} = \frac{\sum_{i=1}^{g_1-g_3} n_i}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i} \cdot 100, \quad (5.3)$$

Частка генеративних раметів клону – це його генеративність. Вона вище там, де умови зростання рослин найбільш оптимальні, рамети швидко переходять у генеративну фазу і зберігають здатність до щорічного цвітіння-плодоношення кілька років поспіль.

Детальний аналіз формування й структури клонів [139] був виконаний для модельної групи лісових трав і чагарничків.

Asarum europaeum. Клони *A. europaeum* вивчалися в трьох субформаціях: *Querceta roboris*, *Pineta sylvestris*, *Acereto (platanoiditis)* – *Querceta (roboris)*.

Клон *A. europaeum* складається з парціальних кущів, що представлені акросимподіально наростаючими моноциклічними пагонами. Самовідновлення *A. europaeum* у лісових екосистемах реалізується, головним чином, за рахунок вегетативного розмноження. В результаті, навколо первинного парціального куща розміщуються монокарпічні пагони і утворюються компактні зарості копитняка (клони).

Детально досліджено і описано шість ізольованих клонів *A. europaeum* у різних лісових екосистемах. Вони мали округлу або овально-витягнуту форму. Номери облікових ділянок зростають із віддаленням від центру клону.

Кількість парціальних кущів *A. europaeum* на облікових ділянках по радіусу клону від його центру до периферії індивідуальна й залежить як від розміру, так і від віку клону (рис. 5.5 – 5.6.). У копитняка має місце тенденція до зниження щільності парціальних кущів по радіусу клону від центру до його периферії. Ця закономірність відповідає в середньому лінійній регресії

вигляду $y = 24,6 - 0,09x - 0,06x^2$ (рис. 5.7). У великих клонів від центру клону до периферії щільність парціальних кущів знижується приблизно з 95 до 26 – 32 шт./м². Таке розходження в закономірностях утворення клонів може бути обумовлене значними відмінностями морфології й анатомії листків: вони товсті, шкірясті і майже світлонепроникні.

Віковість кожного клону визначається співвідношенням двох індексів – Index innovation та Index senilis, і за цим співвідношенням клони складають повний континуум віковості. Звичайно, віднесення клону *A. europaeum* до категорії молодих, середньовікових або старих клонів є умовним.

Таким чином, для молодих клонів (№ 1 і № 3) характерне абсолютне переважання парціальні кущі догенеративного вікового стану на рівні 80% і вище. Клони № 2, 4 і 6 є середньовіковими. У цих трьох клонів найвищий Index generative (більше 50%), а кущів до- і післягенеративного стану приблизно порівну. Найстаріший клон № 6 має найвищий Index senilis (39,6%) і порівняно з середньовіковими клонами, знижену генеративність (табл. 5.1).

Територіальний розподіл парціальних кущів залежить від віку клону копитняка, що спричинює закономірні зміни. Кущів вікового стану g3, ss і s не зафіксовано. Передгенеративні парціальні кущі порівняно з парціальними кущами інших вікових станів частіше за все зустрічаються по всій площі клону. У молодих клонах по всій площі переважають передгенеративні парціальні кущі.

Для середньовікових клонів (клон № 6) характерне посилення процесу старіння парціальних кущів, а також зниженням інтенсивності процесу формування нових парціальних кущів. У старіших клонів (клон № 5) відзначали вище значення Index senilis в середньому на всіх ділянках по радіусу клону, ніж значення Index innovation. Можна вважати, що в ще старіших клонах копитняка, які в лісах Північного Сходу України не були виявлені, абсолютно переважають старіючі парціальні кущі.

Рис. 5.5. Щільність парціальних кущів *A. europaeum* на облікових ділянках від центру (зліва) до периферії клонів (1 – 3 – номери клонів).

Рис. 5.6. Щільність парціальних кущів *A. europaeum* на облікових ділянках від центру (зліва) до периферії клонів (4 – 6 – номери клонів).

Рис. 5.7. Середня щільність парціальних кущів *A. europaeum* на облікових ділянках від центру (зліва) до периферії клону.

Таблиця 5.1

**Індекси онтогенетичного статусу клонів
для модельної групи лісових трав і чагарничків**

Клони	I_{inn}	I_{sen}	I_{gen}
1	2	3	4
<i>Asarum europaeum</i>			
1	87,8±5,33	4,0±0,09	12,8±0,22
2	35,2±2,75	2,7±0,04	66,5±2,55
3	70,4±4,06	7,7±0,18	28,5±1,19
4	39,7±2,39	4,0±0,09	61,2±2,75
5	29,7±2,44	38,6±0,87	55,3±1,71
6	27,5±2,13	18,2±0,69	72,2±2,55

Продовження таблиці 5.1

1	2	3	4
<i>Aegopodium podagraria</i>			
1	62,4±2,65	13,6±0,65	32,9±1,38
2	30,1±1,95	21,9±0,98	66,4±2,06
3	27,3±1,93	17,6±0,72	66,5±2,53
4	68,9±3,97	8,4±0,33	30,9±1,16
5	29,0±2,26	38,6±1,12	55,3±1,79
<i>Stellaria holostea</i>			
1	35,6±1,93	17,3±0,29	61,6±1,59
2	32,0±1,83	16,5±0,35	66,5±2,01
3	65,5±3,56	12,9±0,41	29,7±1,16
4	10,0±1,14	56,7±1,49	67,7±2,39
<i>Carex pilosa</i>			
1	11,3±1,11	64,4±2,32	58,0±2,11
2	39,4±1,91	12,7±0,29	60,0±2,92
3	66,7±3,14	12,3±0,47	29,1±1,28
4	17,5±1,28	46,0±1,34	70,5±2,73
5	14,2±1,01	49,3±1,82	67,7±2,03
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>			
1	67,7±3,62	15,6±0,72	30,4±1,19
2	18,7±1,07	47,5±1,98	68,2±2,77
3	15,4±1,48	47,2±1,39	63,5±2,29
4	25,6±2,57	23,0±1,11	70,4±3,22
5	55,5±2,63	10,0±0,94	46,5±2,15
6	35,3±2,24	11,9±0,39	65,7±2,14
<i>Vaccinium myrtillus</i>			
1	66,6±3,53	12,2±0,45	34,1±0,64
2	39,6±1,95	27,1±1,15	55,7±1,96
3	32,4±1,96	39,2±1,27	51,1±1,17
4	45,6±2,59	22,5±1,01	48,1±1,24
5	43,8±2,53	29,3±1,07	44,6±1,21
6	25,8±2,11	53,4±1,34	42,6±1,16
<i>Calluna vulgaris</i>			
1	29,4±2,94	51,1±1,86	53,6±1,23
2	18,9±1,11	49,7±1,22	62,0±1,17
3	69,2±3,92	10,8±0,45	27,5±0,92
4	57,4±3,16	0,0±0,00	44,9±1,24
5	38,9±2,32	17,0±0,54	57,4±1,71

Розроблений нами метод оцінки віковості клонів дозволяє здійснювати внутрішнє зонування клонів копитняка з поділом площі клону на три концентричні зони: центральну, проміжну й периферійну.

Захоплення нової території за рахунок клоноутворення у *A. europaeum* здійснюється повільно. Головним для нього в цьому плані є насіннєве розмноження.

Aegopodium podagraria. Вивчення клонів *A. podagraria* подано в трьох субформаціях: *Querceta roboris*, *Pineta sylvestris*, *Acereto (platanoiditis)* – *Querceta (roboris)*.

Самовідновлення популяцій *A. podagraria* в лісах Північного Сходу України підтримується і забезпечується вегетативним розмноженням. Як наслідок, парціальні пагони розміщуються навколо материнської особини і утворюється особливий структурний елемент – клон. Клон *A. podagraria* складається з раметів, що являють собою розеткові парціальні пагони, частини яких з'єднані живими кореневищами, а решта є самостійними після перегнивання кореневищ.

Клони яглиці змикаються і взаємопроникають, в результаті у всіх досліджуваних типах лісу яглицевий покрив є суцільним. Але в окремих місцях можна було знайти досить ізольовані один від одного клони *A. podagraria* округлої або амебоподібної форми. Детально досліджено і описано п'ять таких клонів у різних субформаціях приблизно однакового розміру з радіусом 10 – 16 м кожний.

Визначали кількість парціальних кущів *A. podagraria* на облікових ділянках по радіусу клону від його центру до периферії. Було встановлено (рис. 5.8 – 5.10), що щільність парціальних кущів по всій території клону приблизно однакова. Незначні коливання кількості (55 – 50 кущів на квадратний метр) від центру до периферії клону відповідають рівнянню регресії вигляду $y = 49,4 + 1,5x - 0,6x^2$. Таким чином, клони *A. podagraria* представлені клонами-полями [110] і характеризуються досить рівномірним заповненням парціальними кущами.

Рис. 5.8. Щільність парціальних кущів *A. podagraria* на облікових ділянках від центру (зліва) до периферії клонів (1 – 3 – номери клонів).

Рис. 5.9. Щільність парціальних кущів *A. podagraria* на облікових ділянках від центру (зліва) до периферії клонів (4 – 5 – номери клонів).

Середня щільність парціальних кущів *A. podagraria*, характерна для вивчених лісових субформацій, знаходиться на рівні 40 – 78 шт./м². Результати обчислень вікового статусу клонів *A. podagraria* наведені в табл. 5.1.

У молодих клонів абсолютно переважають і складають більше 50% парціальні кущі передгенеративного вікового стану (Клони № 4 і № 1). У середньовікових клонів найвищий Index generative (більше 60%) і кущів до- і післягенеративного стану приблизно порівну (Клони № 2 і № 3). Клон № 5 з усіх вивчених найстаріший: у нього найвищий Index senilis й у порівнянні із середньовіковими клонами знижений Index generative.

Рис. 5.10. Середня щільність парціальних кущів *A. podagraria* на ділянках від центру (зліва) до периферії клону.

Зафіксовано наступну закономірність у розподілі парціальних кущів *A. podagraria* по площі клонів: у молодих клонів (як приклад розглядається клон № 4) переважають передгенеративні парціальні кущі, які порівняно з парціальними кущами інших вікових станів, частіше зустрічаються по всій

площі клону і вони, очевидно, переважають у периферійній зоні клону. Кущі вікового стану g_3 , субсенільних і сенільних на периферії клону відсутні. У невеликій кількості вони є тільки в центральній зоні клону.

При аналізі старіших (середньовікових) клонів встановлено, що в самому центрі клону субпопуляція парціальних кущів *A. podagraria* утворена в основному генеративними і післягенеративними парціальними кущами яглиці, тоді як на периферії післягенеративних парціальних кущів майже немає. Тут домінують передгенеративні парціальні кущі. Ще більш старим клонам (клон № 5) характерне зниження значення Index innovation, ніж Index senilis на всіх ділянках за радіусом клону. У цьому клоні, у самому його центрі передгенеративні парціальні кущі відсутні, але вони є як у проміжній, так і в периферійній зонах клону. Можна вважати, що в старіших клонах *A. podagraria*, які в лісах Північного Сходу України не були виявлені, абсолютно переважають старіючі парціальні кущі, клон поступово відмирає повністю.

У середньому швидкість розростання клонів *A. podagraria* становить близько 20 см/рік. Довжина багаторічних підземних пагонів однієї особини значною мірою варіює залежно від умов зростання і становить близько 2 – 2,5 м.

Ціла низка структурних особливостей клонів *A. podagraria* визначається щільністю розміщення раметів: встановлено, що в загущених клонах окремі рамети менші за розміром і мають мізерне цвітіння. Раніше цей ефект описував Є.В. Лавриченко [166]. Узагалі клони цього виду добре розростаються лише за досить високого освітлення [201].

Stellaria holostea. Вивчення клонів *S. holostea* проведене в трьох лісових субформаціях: Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris), Betuleta pendulae, Tilieta (cordatae) – Querceta (roboris).

Веgetативне розмноження відіграє провідну роль у розселенні *S. holostea* в лісах. Моделі розростання клонів цього виду рослини, розроблені Н.В. Михайловою та ін. [201], підтверджують це. Клони *S.*

holostea утворюються у результаті розміщення парціальних кущів навколо первинного парціального куща.

Детально досліджено чотири ізольовані клони *S. holostea* діаметром до 23 м. Відмічалось досить часте взаємопроникнення клонів один в одного. Парціальні кущі в межах ізольованих клонів розподілені нерівномірно: на квадратний метр припадає 35 – 140 парціальних кущів *S. holostea* (рис. 5.11 – 5.13). У центрі клонів їх чисельність у 4 – 5 разів більша. Рівняння регресії для зміни чисельності парціальних кущів у радіусі клону має вигляд: $y = 21,6 + 0,6x - 0,07x^2$.

Усі досліджувані клони *S. holostea* відрізнялися один від одного співвідношенням парціальних кущів різного вікового стану і, відповідно, величинами Index innovation, Index senilis та Index generative (табл. 5.1). У молодому клоні № 3 Index innovation дорівнював 65,5% за низьких Index senilis та Index generative – 14,9 і 29,7% відповідно. При старінні клонів значення Index innovation знижується, а Index senilis – зростає.

В результаті, у структурі клонів *S. holostea* були виділені три типи розміщення парціальних кущів: інвазійний, нормальний і регресивний. З передгенеративних і дорослих вегетативних парціальних кущів утворюються субпопуляції інвазійного типу, кущами нормального вікового стану утворені популяції нормального типу, популяції регресивного типу утворені переважно кущами післягенеративного вікового стану.

Середньовіковим клонам характерне зниження Index innovation до 36% і зростання Index senilis до 14 – 15%. У таких клонах свого максимуму досягає Index generative (майже 70%). У старіших клонах (клон № 4) відновлюваність становить близько 10%, а Index senilis перевищує 50%.

Клони з переважанням передгенеративних і наявністю в центрі клону післягенеративних парціальних кущів характерні для субформації *Betuleta pendulae*; з більшою часткою передгенеративних, дорослих вегетативних і генеративних парціальних кущів – для субформацій *Acereto (platanoiditis)* – *Querceta (roboris)* і *Tilieto (cordatae)* – *Querceta (roboris)*.

Рис. 5.11. Щільність парціальних кущів *S. holostea* на облікових ділянках від центру (зліва) до периферії клонів (1 – 2 – номери клонів).

Carex pilosa. Вивчення клонів *C. pilosa* здійснене в трьох субформаціях: *Betuleta pendula*, *Querceta roboris*, *Tilieta (cordatae) – Querceta (roboris)*.

У самовідновленні *C. pilosa* у лісах Північного Сходу України головну роль відіграє вегетативне розмноження. За рахунок поділу материнської багатокущової особини на кілька дочірніх (своєрідна партикуляція), вони відокремлюються на поодинокі парціальні кущі, які утворюють системи

парціальних кущів, пов'язані між собою підземними пагонами. У сукупності такі особини складають клони.

Детально досліджено п'ять ізольованих клонів *C. pilosa* у різних лісових екосистемах. Щільність парціальних кущів осоки різко (у 3 – 5 рази) знижується. Ця закономірність простежується як в окремих клонів осоки (рис. 5.14 – 5.15), так і в середньому для всіх вивчених клонів (рис. 5.16). Такі клони займають ніби проміжне становище між клонами-полями і клонами-особинами.

Рис. 5.12. Щільність парціальних кущів *S. holostea* на облікових ділянках від центру (зліва) до периферії клонів (3 – 4 – номери клонів).

Рис. 5.13. Середня щільність парціальних кущів *S. holostea* на ділянках від центру (зліва) до периферії клону.

Середня щільність парціальних кущів становила 15 – 69 шт./м². Закономірність зменшення щільності парціальних кущів осоки за радіусом клону може апроксимуватися рівнянням вигляду $y = 10,6 + 0,1x - 0,03x^2$.

В таблиці 5.1 представлені Index innovation, Index senilis та Index generative парціальних кущів. Відповідно до цих даних клон № 3 можна розглядати як молодий. У нього найвище значення Index innovation (66,7%) і найнижче значення Index senilis (12,3%). Найстаріший клон №1 має найбільші значення Index senilis і найменші – Index innovation (64,4 і 11,3% відповідно). Для інших клонів, які визначені як середньовікові, характерна найвища генеративність.

Рис. 5.14. Щільність парціальних кущів *C. pilosa* на облікових ділянках від центру (зліва) до периферії клонів (1 – 2 – номери клонів).

Рис. 5.15. Щільність парціальних кущів *C. pilosa* на облікових ділянках від центру (зліва) до периферії клонів (3 – 5 – номери клонів).

Рис. 5.16. Середня щільність парціальних кущів *C. pilosa* на ділянках від центру (зліва) до периферії клону.

На основі змін щільності парціальних кущів і їх вікового складу, у клонах *C. pilosa* були виділені наступні зони: центральна (переважно сенільні рамети); проміжна (рамети, які формують субпопуляцію парціальних кущів нормального вікового типу), периферійна – інвазійна (представлена раметами молодих вегетативних та іноді генеративних станів). Розподіл парціальних кущів *C. pilosa* різного вікового стану відповідно зон клону залежить від його віку.

***Vaccinium vitis-idaea*.** Клони *V. vitis-idaea* вивчалися в трьох лісових групах асоціацій: *Pineta (sylvestris) moliniosa (caeruleae)*, *Betuleto (penduli)* – *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*, *Pineta (sylvestris) hylocomiosa*.

В умовах Північного Сходу України основним способом поширення популяцій *V. vitis-idaea* є вегетативне розмноження. Нові особини утворюються з бічних бруньок, розташованих на кореневищах. Парціальні кущі та підземні горизонтальні пагони в сукупності утворюють пухкі клони брусниці, які часто зливаються та взаємопроникають один в один [233].

Детально вивчено шість клонів брусниці різного віку. Формування клону *V. vitis-idaea* проходить в кілька етапів: навколо первинного куща утворюються дочірні парціальні кущі. На наступному етапі дочірні парціальні кущі також утворюють нові підземні пагони розселення, що дають початок іншим парціальним кущам і т.д. У досліджуваних лісових групах асоціацій ізольовані клони брусниці мали в діаметрі від 12 до 35 м при більш-менш округло-еліптичній формі. Щільність парціальних кущів у таких клонах дещо відрізнялася, але в середньому була на рівні 115 – 170 шт./м².

Від центру до периферії клону знижувалась щільність парціальних кущів (рис. 5.17 – 5.19). Це зниження апроксимувалося рівнянням регресії вигляду $y = 25,9 + 0,6x - 0,06x^2$. Серед вивчених клонів брусниці були два молоді, два середньовікові і два старі клони (табл. 5.1). Для молодих клонів характерні наступні значення: Index innovation становив 55 – 67% при Index senilis 10 – 15%. У старих клонах Index senilis був на рівні 47% при Index innovation 15 – 18%. Інші клони мали проміжні значення цих індексів. Клонів брусниці, які знаходяться в стані виявленої старіючої деградації, у лісах Північного Сходу України нами не було виявлено. Оцінювані як «старі» клони брусниці мали Index generative не нижче ніж 62%.

Досить закономірно по території кожного клону розміщувалися парціальні кущі різного вікового стану, що дозволило поділити клони брусниці на концентричні зони: центральну, проміжну та периферійну. Для молодих клонів *V. vitis-idaea* характерна наявність у центральній зоні до 45% іматурних і віргінільних парціальних кущів, у середньовікових клонах пік чисельності таких парціальних кущів зміщується в проміжну зону.

Рис. 5.17. Щільність парціальних кущів *V. vitis-idaea* на облікових ділянках від центру (зліва) до периферії клонів (1 – 3 – номери клонів).

Рис. 5.18. Щільність парціальних кущів *V. vitis-idaea* на облікових ділянках від центру (зліва) до периферії клонів (4 – 6 – номери клонів).

Рис. 5.19. Середня щільність парціальних кущів *V. vitis-idaea* на ділянках від центру (зліва) до периферії клону.

У старих клонах від центральної до периферійної зони домінують (30 – 60%) парціальні кущі старого генеративного, субсенільного і сенільного вікових станів. У середньовікових клонах центральна зона складена парціальними кущами старого генеративного і післягенеративного вікових станів.

Субпопуляції парціальних кущів нормального типу характерні для проміжної зони, представленої парціальними кущами генеративного і старого вегетативного вікових станів. Периферична зона представлена здебільшого передгенеративними парціальними кущами (субпопуляція парціальних кущів інвазійного типу).

Vaccinium myrtillus. Клони *V. myrtillus* вивчалися в трьох лісових групах асоціацій: *Pineta (sylvestris) hylocomiosa*, *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*, *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*.

В умовах Північного Сходу України розмноження чорниці здійснюється, в основному, вегетативним шляхом за допомогою кореневищ. Парціальні кущі утворюються за рахунок симподіального наростання асимілюючих пагонів, які з'являються з кореневища. Парціальні кущі *V. myrtillus* у сукупності складають клони.

Детальний аналіз був здійснений для шести клонів чорниці. Виділені та описані шість етапів розвитку клону. На I етапі навколо первинного куща утворюються дочірні парціальні кущі, які, у свою чергу, утворюють пагони розселення, дають початок іншим парціальним кущам та ін. Цей процес характеризується зміною типу субпопуляцій парціальних кущів. Такі субпопуляції парціальних кущів клону належать до інвазійного типу. II етап життя клону відзначається утворенням у центрі клону кущів, що старіють – тут поступово складається субпопуляція парціальних кущів нормального типу, але на периферії ще відбувається розширення клону (є інвазійна зона). Потім у центрі клону виникає зона з субпопуляцією парціальних кущів регресивного типу, пов'язана з появою тут сенільних парціальних кущів – III етап. У міру того, як процеси старіння охоплюють дедалі більшу частину клону, а відновлювальні процеси поступово згасають, на периферії клону інвазійна субпопуляція замінюється нормальною, а центр, як і раніше, зайнятий регресивною субпопуляцією – IV етап. На V етапі весь клон складається із сукупності субпопуляцій регресивного типу. Відмирання сенільних кущів чорниці в такому клоні вже не супроводжується процесом відновлювання, це призводить до загибелі клону як такого (але не обов'язково буде означати втрату простору, що може зберігатися за видом завдяки насінневному відновленню або захопленню його іншими клонами).

Запропонована нами схема формування клонів чорниці в цілому відповідає їх розвитку в лісах Північного Сходу України. Клони чорниці тут мають діаметр до 27 – 33 м., зі збільшенням віку їх розмір, як правило, збільшується. Саме для чорниці характерні найщільніше заселені клони порівняно з іншими рослинами трав'яно-чагарничкового ярусу, що утворюють клони, щільність заповнення клонів парціальними кущами може досягати 200 і більше шт./м². Така особливість клонів чорниці, безперечно, пов'язана з тривалим збереженням життєздатних кореневищ, що призводить до підвищеної фізіологічної цілісності клону, яка дозволяє перерозподіляти ресурси між раметами. Для клонів чорниці характерне істотне зниження щільності парціальних кущів від центру (30 – 37 шт./м²) до периферії клону (1 – 4 шт./м²). Ця закономірність проілюстрована на рис. 5.20 – 5.22. Зниження щільності парціальних кущів чорниці по радіусу клону апроксимується рівнянням регресії вигляду: $y = 35,4 - 0,5x - 0,02x^2$.

Усі досліджені клони чорниці мали різну віковість (табл. 5.1). у молодого клону №1 при найменшому діаметрі найвищий Index innovation і мінімальне значення Index senilis (66,6 і 12,2% відповідно).

Старий клон (№ 6) з *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)* характеризувався наступними особливостями: Index innovation знижений до 25,8%, а Index senilis підвищений до 53,2%, виявлена чітка залежність росту цього клону в бік вищої освітленості території. Інші клони можна оцінити як середньовікові.

Це свідчить про ефективність розробленого нами статистико-графічного методу вікової оцінки клонів рослин. Деталі розподілу парціальних кущів різного вікового стану після зон клону залежать здебільшого від його віку.

***Calluna vulgaris*.** Клони *C. vulgaris* вивчалися в трьох субформаціях: Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris), Pineta sylvestris, Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris).

Рис. 5.20. Щільність парціальних кущів *V. myrtillus* на облікових майданчиках від центру (зліва) до периферії клонів (1 – 3 – номери клонів).

Рис. 5.21. Щільність парціальних кущів *V. myrtillus* на облікових майданчиках від центру (зліва) до периферії клонів (4 – 6 – номери клонів).

Рис. 5.22. Середня щільність парціальних кущів *V. myrtillus* на ділянках від центру (зліва) до периферії клону.

Провідну роль у формуванні чагарничкової форми росту *S. vulgaris* в умовах лісових екосистем відіграють специфічні сланкі осьові утворення – батоги, які з’являються за рахунок бічних розгалужень. Кущі *S. vulgaris* в умовах лісових екосистем на Північному Сході України у середньому утворюють до 4 – 5 батогів, які відходять від зануреного в ґрунт невеликого стовбура до 6 см у довжину. В умовах Північного Сходу України, як правило, *S. vulgaris* – це вегетативно напівповзучий, напівпростягнений чагарничок, основними структурно-біологічними елементами кущів якого є підземні плагіотропні пагони (батogi). Клони *S. vulgaris* утворюють батogi у сукупності з ортотропними надземними пагонами.

Детально досліджено і вивчено п'ять різновікових клонів вересу в різних типах лісу. В умовах Північного Сходу України клони вересу мають діаметр до 10 – 16 м. Середня щільність парціальних кущів не перевищує 13 – 18 шт/м² і в середньому складає 7 – 11 шт./м². Парціальні кущі в них розташовані порівняно з іншими ценозоутворювачами трав'яно-чагарничкового ярусу розріджено.

Щільність парціальних кущів вересу по радіусу клону знижується в середньому від 3,0 – 4,0 до 0,3 – 1,0 шт. на облікову ділянку (рис. 5.23 – 5.25). Рівняння регресії для зниження щільності парціальних кущів за радіусом клону має такий вигляд: $y = 4,3 - 0,3x + 0,002x^2$.

Рис. 5.23. Щільність парціальних кущів *S. vulgaris* на облікових ділянках від центру (зліва) до периферії клонів (1 – 2 – номери клонів).

Рис. 5.24. Щільність парціальних кущів *C. vulgaris* на облікових ділянках від центру (зліва) до периферії клонів (3 – 5 – номери клонів).

Рис. 5.25. Середня щільність парціальних кущів *S. vulgaris* на ділянках від центру (зліва) до периферії клону.

Співвідношення парціальних кущів різного вікового стану не однакове і залежить від віку клону вересу (табл. 5.1). Високі значення Index innovation і зниження Index senilis характерні для молодих клонів (№ 3 і № 4). У них Index innovation становить 57 і 69% при Index senilis 0 і 10% відповідно. У середньовікових клонах (клон № 5) Index innovation знижується до 38%, а Index senilis зростає до 18%. Index generative – не нижчий 50%. У старіших клонах (№ 1 і № 2) Index senilis досягає 50% при ще більшому зниженні Index innovation. Зовсім старих клонів вересу в досліджуваних лісових екосистемах ми не реєстрували.

В результаті проведених досліджень отримали значення змін щільності парціальних кущів та їх вікового стану. На основі цих даних площу клону

можна поділити на три зони: центральну, проміжну і периферійну. Межі між ними мають розмитий характер, але самі зони досить відрізняються одна від одної. Центральна зона складається переважно парціальними кущами старих генеративних і післягенеративних вікових станів (сукупність парціальних кущів регресивного типу) у середньовіковому клоні. Парціальними кущами генеративного і старого вегетативного вікових станів (сукупність парціальних кущів нормального типу) представлена проміжна зона. Передгенеративними парціальними кущами (сукупність парціальних кущів інвазійного типу) представлена, як правило, периферійна зона.

5.6. Генеративне розмноження рослин трав'яно-чагарничкового ярусу

Встановлено, що основні показники генеративного розмноження рослин в умовах Північного Сходу України залежать від виду рослин, а також знаходяться під впливом еколого-ценотичних факторів [139].

У популяціях *A. europaeum* частка генеративних особин була найбільшою в субформації Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris). Найбільше значення RE було також в субформації Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris). Для популяцій даного виду середній відсоток генеративних особин був на рівні 23,0 – 59,2%. Вага генеративних структур дорівнювала 0,2 – 0,6 г при максимальному репродуктивному зусиллі (RE) до 27,9% (рис. 5.26).

У *A. podagraria* фіксували значення RE на рівні 12,3 – 16,1% з максимальними в субформації Querceta roboris. Вага генеративних органів була найбільшою в субформації Pineta sylvestris, при цьому відмічали варіювання від 0,5 до 1,7 г. За даними М.Г. Баштового [17], величина репродуктивного зусилля є вираженням тактики захисту рослин від стресових факторів (рис. 5.27).

Рис. 5.26. Середні параметри генеративного розмноження *A. europaicum*.

Примітка: NG – кількість генеративних органів, шт.; WG – вага генеративних органів, г.; RE – репродуктивне зусилля, %.

Рис. 5.27. Середні параметри генеративного розмноження *A. podagraria*.
(Позначення аналогічно рис. 5.26).

Для *S. holostea* характерна частка генеративних парціальних кущів у лісових екосистемах від 18 до 35%. Найбільші значення відмічали в

субформації *Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris)*. При цьому всі інші репродуктивні морфопараметри сягали максимуму в субформації *Betuleta pendulae* (рис. 5.28).

Характерною особливістю розмноження *S. pilosa*, відміченою в наших дослідженнях, є низька вага генеративних органів: 0,13 – 0,14 г. Репродуктивне зусилля (RE) було найбільшим в субформації *Betuleta pendulae*, а середні його значення для даного виду склали діапазон від 8,9 до 6,8%. Частка генеративних кущів у популяціях становила 37,5 – 64,5%. (рис. 5.29).

У досліджуваних популяціях *V. vitis-idaea* частка генеративних парціальних кущів становила 7,9 – 35,6% і була найбільшою в групі асоціацій *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*. RE на рівні 12,4 – 25,1% (рис. 5.30).

Рис. 5.28. Середні параметри генеративного розмноження *S. holostea*.
(Позначення аналогічно рис. 5.26).

Рис. 5.29. Середні параметри генеративного розмноження *C. pilosa*.
(Позначення аналогічно рис. 5.26).

Рис. 5.30. Середні параметри генеративного розмноження *V. vitis-idaea*.
(Позначення аналогічно рис. 5.26).

У *V. myrtillus* RE перебувало в діапазоні 4,8 – 57,2%. Частка генеративних парціальних кущів виявилася найбільшою в групі асоціацій *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*, для якої також характерна найбільша кількість і вага плодів. У різних групах асоціацій частка генеративних парціальних кущів становила 44 – 85%. Середня вага плодів становила 4,1 – 94,3 г/м², тобто значною мірою варіювала і за асоціаціями, і за роками. (рис. 5.31).

У *C. vulgaris* максимальні показники генеративності були в субформації *Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris)*. Частка генеративних парціальних кущів для досліджуваних субформацій була на рівні 14,7 – 68,9%. В субформації *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris)* формувалася найменша кількість квіток і плодів у розрахунку на один генеративний пагін і, відповідно, була характерна найменша частка генеративних парціальних кущів (рис. 5.32).

Загальною рисою біології всіх видів рослин виявилася здатність до клоноутворення, пов'язана з розвитком кореневищ. Структурними одиницями клонів є парціальні кущі, які проходять повний онтогенетичний цикл. За рахунок омолодження парціальних кущів, що знову виникають, тривалість життя окремого клону може становити кілька десятиліть.

Рис. 5.31. Середні параметри генеративного розмноження *V. myrtillus*.
(Позначення аналогічно рис. 5.26).

Рис. 5.32. Середні параметри генеративного розмноження *C. vulgaris*.
(Позначення аналогічно рис. 5.26).

У ході вивчення видів рослин лісових екосистем нами був запропонований та апробований статистично-графічний метод порівняльної оцінки віковості клонів у клоноутворюючих рослин різних життєвих стратегій. Метод заснований на розроблених нами індексах – Index innovation, Index senilis та Index generative. Значення цих індексів і розміщення ліній їхньої регресії за радіусом клону дозволило з високою ймовірністю відносити клони до групи молодих, середньовікових або старих. Виявилося, що в обстежених лісових асоціаціях північно-східної частини України всі клони вивчених видів рослин є молодими або середньовіковими, рідше – старими. Клони у фазі старіючої деградації з повною відсутністю вегетативного розростання не були виявлені, що пов'язане з молодим сукцесійним статусом регіону, в якому до 1990 років широко практикувалася для заготівлі деревини суцільні рубки.

При аналізі структури клонів встановлено, що вона підпорядковується низці загальних закономірностей: розмір клонів закономірно зростає з розвитком, що призводить до збільшення площі клону; в біологічному

центрі клону щільність парціальних кущів максимальна; щільність парціальних кущів закономірно знижується за радіусом до периферії клону; типовим є взаємопроникнення клонів; проводили ранжування субпопуляцій парціальних кущів на інвазійні, нормальні чи регресивні (в залежності від сукупності парціальних кущів різного вікового стану).

Амплітуда середньої щільності парціальних кущів у клонах досліджуваних рослин становила: *A. europaeum* – від 30 до 115 шт./м²; *A. podagraria* – від 40 до 78 шт./м²; *S. holostea* – від 35 до 140 шт./м²; *C. pilosa* – від 15 до 69 шт./м²; *V. vitis-idaea* – від 15 до 170 шт./м²; *V. myrtillus* – від 170 до 210 шт./м²; *C. vulgaris* – від 7 до 11 шт./м².

У цілому, генеративність досліджуваних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу Північного Сходу України визначалась еколого-ценотичними умовами, і тому закономірно змінювалася в залежності від типу лісу.

РОЗДІЛ 6

ЕКОЛОГІЧНА ОБУМОВЛЕНІСТЬ РОСТУ І ФОРМОУТВОРЕННЯ У
ВЕГЕТАТИВНО-РУХОМИХ РОСЛИН**6.1. Морфологічна структура лісових трав Північного Сходу****України**

Нині вивчення морфологічної структури рослин нижніх ярусів лісів базується на кількісних ознаках. На перших етапах у ХІХ – на початку ХХ століття, навпаки, вивчення морфологічної структури рослин здійснювалося на основі їх суто якісних особливостей.

В популяційному морфометричному аналізі використовують як генети (особина), так і рамети (самостійна частина генета). Але при роботі з рослинами здатними до вегетативного розмноження, визначення елементарної особини як облікової одиниці фітодемографічного дослідження становить певні проблеми. Всі види, охоплені дослідженнями, мають здатність до вегетативного розмноження, що зумовило певні труднощі при визначенні рахункової одиниці. У перших роботах з демографії рослин за особину брали систему парціальних кущів, пов'язаних між собою підземними пагонами, що існують фізично відособлено, просторово відмежовано від інших таких самих систем і мають власну кореневу систему. Пізніше такий підхід було відхилено, і на цей час за одиницю фітодемографічних досліджень береться самостійний парціальний кущ (рамет), що має власну кореневу систему, незалежно від його зв'язку з іншими живими чи відмерлими парціальними кущами (раметами) – плагіотропними структурами [265].

Для вивчення росту і продуктивного процесу рослин, безумовно, морфометричний метод є одним із перспективних. Йому присвячені роботи П. Редфорта [458], І.В. Карманової [123], Дж. Квет [445], Р. Хант [434], К.Л. Бідлла [28] та ін.

Залежно від еколого-ценотичних умов морфометричні параметри основних вегетативних і генеративних органів можуть статистично суттєво змінюватися, адже морфологічна структура лісових трав мінлива і пластична. Так, у дібровах лісової зони лісові трави характеризуються такими показниками [214]: *Urtica dioica* зростає рясно, проектне покриття становить близько 70%, середня висота стебла – $66 \pm 0,53$ см, середня довжина черешка листа $6 \pm 0,44$ см, середня довжина і ширина листової платівки $10 \pm 0,53$ і $14 \pm 0,39$ см відповідно. Ценопопуляція кропиви дводомної в діброві яглицево-різнотравній повночленна. У вікнах пологу діброви орлякової середня висота стебла *U. dioica* – $41 \pm 0,47$ см, довжина і ширина листової пластинки – $13 \pm 0,49$ і $5 \pm 0,39$ см відповідно. Габітус *U. dioica* в діброві орляковій має високі показники. Ценопопуляція повночленна. Середня висота стебла кропиви становить $27 \pm 0,61$ см, середня довжина черешка $4 \pm 0,39$ см, середня довжина і ширина листової пластинки $7 \pm 0,39$ см і $5 \pm 0,50$ см відповідно.

За даними Невидимової Є.В. [214] у сосняку чорничному домінантом трав'яно-чагарничкового ярусу є *Vaccinium myrtillus*. Середня висота стебла чорниці становить $28 \pm 0,53$ см, середня довжина і ширина листової пластинки $1,3 \pm 0,47$ і $0,9 \pm 0,23$ см відповідно. Ягоди $1,2 \pm 0,43$ см в діаметрі. Ценопопуляція чорниці повночленна.

В різних онтогенетичних станах особин морфологічна структура змінюється, оскільки вона формується за градієнтом часу. На прикладі модельного виду для регіону проведення досліджень розглянута морфологічна структура *Vaccinium vitis-idaea*. Вона виконана на підставі власних описів і низки літературних даних [139, 262, 326, 356, 357].

Проростки. Складаються з одного пагона, з двома дещо подовженими сім'ядолями і 2 – 8 листками, що асимілюють. Сім'ядольне листя згори темно-зелене, блискуче, знизу – світліше, завдовжки 2 – 2,5 мм і шириною 1 мм. Листя, що асимілює, 1,5 – 2,0 мм завдовжки і близько 1,0 мм шириною,

середня жилка в них не виявлена зовсім або дуже слабко. Коренева система представлена головним і нечисленними бічними коренями другого порядку.

Ювенільні рослини. Пагін довший і несе 2 – 4 справжніх листка. Висота рослин до 3 см. Корінь розгалуджений.

Іматурні рослини. Представлені одним моноподіальним наростаючим пагоном або пагоном I порядку з 1 – 2 пагонами II порядку. Стебло коричневе, опушене. Тривалість стану 1 – 3 роки. Коренева система представлена численними додатковими коренями рудого кольору.

Віргінільні рослини. Мають 1 – 4 пагони II порядку. Ці рослини іноді формують і пагони третього порядку. Відмерлі пагони відсутні. Стебло опушене, коричневого або темно-зеленого кольору. Коренева система густа, представлена додатковими коренями рудого кольору.

Молоді генеративні парціальні кущі. Формують пагони II, III й іноді IV порядків. Пагін першого порядку здеревілий. Відмерлих пагонів не більше ніж 10%. Парціальні кущі починають цвісти і плодоносити, після чого пагони наростають симподіально. Вік листя, як правило, 3 (2 – 4) роки, вони звичайної форми, довжина їх досягає 1,8 – 2,0 (рідко до 2,9) см, ширина 0,8 – 1,1 см. Коренева система набуває бурого відтінку.

Середньовікові генеративні парціальні кущі. Мають пагони II, III, IV й іноді V порядків. Пагони I порядку, нижні частини пагонів II порядку здерев'янілі. З'являються пагони заміщення. Відмирання пагонів не більше ніж 10 – 40%. Рослина рясно цвіте і плодоносить. Листя дво-, трирічні, їх довжина 2,0 – 2,5 см, ширина 0,8 – 1,3 см. Коренева система бурого кольору. Вік парціальних кущів 4 – 8 років.

Старі генеративні парціальні кущі. Формують пагони VI і більше порядків, цвітуть і плодоносять менш інтенсивно, ніж середньовікові генеративні рослини. Пагони I і II порядків здерев'янілі, чорного кольору. Відмерлі пагони становлять 40 – 60%. Коренева система починає відмирати, вона бурого або темно-коричневого кольору, у незначному обсязі. Вік парціальних кущів 4 – 8 років.

Субсенільні парціальні кущі. Мають пагони II – VI та більш високих порядків. Не цвітуть і не плодоносять. Ступінь відмирання більше ніж 60%. Коренева система слабка, чорного кольору. Кількість листків не більше 10 – 14, зберігаються не більше двох років. Пагони I – III порядків здеревілі. Рослинам п'ять і більше років.

Сенільні парціальні кущі. Мають лише один пагін з 1 – 5 листками. Приростів цього року немає. Частка відмерлих пагонів становить 80 – 99%. Тривалість стану – 5 і більше років.

Специфічні зміни морфологічної структури особин рослин під час онтогенезу мають місце в усіх інших видів лісових трав і чагарничків.

6.2. Особливості морфогенезу лісових трав

На прикладі групи видів, найбільш характерних для типових лісових екосистем Північного Сходу України, проведені дослідження морфологічної структури лісових трав і чагарничків [139], розглянуті їх індивідуальні особливості.

Asarum europaeum. Див. опис на с. 49. Популяції цього виду часто домінують у нижніх ярусах широколистяних і мішаних лісів на Північному Сході України. *A. europaeum* – багаторічна полікарпічна трав'яниста рослина, характерний супутник дуба. Насіння *A. europaeum* в умовах лісових фітоценозів проростає навесні або восени. Тип проростання – надземний [296]. Коренева система складається з придаткових коренів, довжина яких від 3 до 40 см. Головний корінь розвинений добре, але згодом він відмирає. Корені мають ендотрофну мікоризу, в дерново-підзолистому і сірому лісовому ґрунтах вони проникають на глибину до 10 см. За класифікацією Е.Л. Любарського [178], *A. europaeum* – довгокореневищна рослина. Кореневища плагіотропні, бурого кольору, відростають з пазушних бруньок моноциклічних пагонів [305]. Наростання кореневищ симподіальне. Основна маса кореневищ залягає на глибині 1 – 2 см. На кореневищах формується до 15-ти річних пагонів довжиною до 5 см. Клони формуються з парціальних

кущів які, в свою чергу, утворюються на кореневищах з пазушних бруньок. Тривалість життя окремого парціального куща – до 9 років [307]. До цвітіння надземний пагін наростає моноподіально. Бруньки відновлення розвиваються у пазусі верхнього серединного асимілюючого листка [469]. Кількість бічних гілок 2 – 4. Формування листків в *A. europaeum* відбувається при основі річного приросту. Листки копитняка ниркоподібної форми, гоструваті, опушені. У лісах регіону в *A. europaeum* формується зазвичай два серединні асимілюючі листки із зеленими, суцільнокраїми пластинками, довжиною до 5 см і шириною до 6 см. Довжина злегка вигнутих опущених черешків досягає 10 см. *A. europaeum* – літньо-зимовозелена рослина. Листки зимують зеленими, тривалість життя окремого листка 14–16 місяців. Листки мають два піки фотосинтезу: весняний – до розпускання листків на деревах і осінній – наприкінці вегетації. На 5 – 7 роках життя парціального куща починається цвітіння *A. europaeum*, яке більш рясне на освітлених місцях. З цього часу ріст рослин стає симподіальним. У лісах Північного Сходу України *A. europaeum* зацвітає наприкінці квітня – початку травня. Квітки самозапильні [276], але не слід відкидати участі в запиленні квіток і дрібних комах. Тривалість цвітіння – близько 20 днів. Плід в *A. europaeum* – м'ясиста синкарпна коробочка. У кожному гнізді зав'язі до 4 насінин. Плід розкривається тріщинами. Насіння трикутно-яйцеподібне з придатком до 4 мм у довжину і близько 2 мм у ширину. Насіння дозріває в червні-липні. *A. europaeum* мезофіт, тіньовитривалий.

***Aegopodium podagraria*.** Див. опис на с. 48. Це один з домінантів трав'яного покриву широколистяних лісів [85, 166, 222]. Значний цикл робіт, що стосуються *A. podagraria*, виконано О.В. Смірноюю [307]. *A. podagraria* – це багаторічна довгокореневищна полікарпічна трав'яниста рослина, популяції якої широко представлені в дубових, мішаних та осикових лісах. Критичний фактор для нормального росту і розвитку *A. podagraria* є достатнє забезпечення вологою [127], що також було зафіксовано в умовах північно-східної України. *A. podagraria* належить до явно поліцентричної біоморфи.

Життєва стратегія К-типу [426, 427]. За Н.А. Тороповою [329], вона належить до конкурентних видів. *A. podagraria* активно конкурує з підростом деревних порід [222]. Період проростання насіння розтягнутий на 2 – 3 роки. Для *A. podagraria* властивий надземний тип проростання, але в умовах лісових екосистем регіону сходи реєструвалися зрідка. Присутні дві лінійно-ланцетні сім'ядолі з довгими черешками. Після утворення справжніх листків їхня морфологія ускладнюється: вони стають більш розсіченими [66]. В окремі роки в рослин спостерігали дві генерації листків – весняну і літню. Тип наростання рослин симподіальний. Генеративний період триває 3 – 5 років. Зацвітає яглиця на 2 – 4 роках життя. Суцвіття – складний зонтик із зазвичай безплідними крайніми квітками. Один пагін може давати більше ніж 2 тис. квіток [325]. Рослини протерандричні. Загальна тривалість цвітіння *A. podagraria* досягає 30 – 36 днів, при цьому окремі квітки залишаються відкритими до 8 днів. Запилюється за допомогою денних комах. На квітках зареєстровано більше 200 видів комах, відповідно цвітіння не спеціалізоване. Плід – вислоплідник, що розпадається після дозрівання на два мерикарпія. Насіннева продуктивність від 240 – 360 до 1200 – 2800 шт. насінин/пагін [307]. З переходом рослин у генеративний стан починається активне вегетативне розмноження. У лісових екосистемах цей тип розмноження є панівним. При вегетативному розмноженні з пазушних бруньок первинного моноподіального пагона формуються плагіотропні підземні кореневища з лускатими листками, пазушними бруньками і додатковими коренями. Кореневища лежать на глибині 3 см. Довжина кореневищ може досягати 8 м. Хоча В.М. Голубев [59] не відносив *A. podagraria* до довгокореневищних рослин, але в умовах північно-східних лісів України вона реалізує саме цей тип морфогенезу. Після завершення активного горизонтального росту такі кореневища починають рости ортотропно й утворюють надземні парціальні пагони, які мають розетки листків. В результаті формується пухкий клон. Тривалість великого життєвого циклу *A. podagraria* досягає 50 і більше років [307]. За умов відсутності конкурентів рослини *A. podagraria* дуже швидко

розвиваються [277]. Розеткові пагони з 9 – 12 листками формуються вже в перший рік життя. В пазухах 5 – 8-го листків з'являються кореневища довжиною до 30 см. Сумарна довжина кореневищ в однорічної рослини досягає 2 м. На кінець третього року життя одна материнська особина утворює до 30 дочірніх розеткових парціальних кущів, частина з яких цвіте вже на третій рік. У *A. podagraria* коренева система складається з первинних коренів, які згодом швидко відмирають, і значної кількості придаткових. Вони розміщуються у верхніх 25 – 30 см горизонтах ґрунту. Також у рослин *A. podagraria* є товсті м'ясисті корені, які виконують специфічні функції: запас поживних речовин і втягування. Корені яглиці мікотрофні. Генет *A. podagraria* представлений системою моноподіально наростаючих розеток (парціальних кущів), пов'язаних між собою плагіотропними кореневищами. Такі розетки формуються щороку з пазушних бруньок пагонів попередніх порядків. Тривалість життя розеток – один рік.

Stellaria holostea. Див. опис на с. 61. Вид є характерним для непорушених дібров [254] і молодих осичників [287] і типовим представником європейської широколистяної флори. Мезофіт. Ця багаторічна літньо-зимовозелена кореневоповзуча рослина з раннім початком вегетації часто домінує в нижніх ярусах хвойних і хвойно-широколистяних лісів Північного Сходу України. В другій половині літа і на початку осені в умовах лісових фітоценозів з'являються проростки *S. holostea*. Приурочені вони до місць з оголеним ґрунтом, зустрічаються зрідка. Сім'ядолі ланцетні, головний корінь добре розвинений. З верхівкової бруньки формується трохи опушений ортотропний пагін. До кінця осені на ньому утворюється від двох до п'яти пар справжніх листків. Зимують такі сходи зазвичай зеленими [277]. На наступний вегетаційний період триває ріст ортотропного пагона. Бічні пагони з'являються у пазухах сім'ядоль і листків: одні з них дають ортотропні пагони із зеленими листками, а інші згинаються вниз і перетворюються на кореневища, які ростуть у товщі підстилки, а потім і заглиблюються в гумусовий горизонт ґрунту. Кореневища товщиною до 1 мм залягають на

глибині до 5 см. Клони формуються в результаті розростання кореневищ рослини. Пряме або напівлежаче стебло ніжне, дещо опушене, гострочотиригранне, угорі розгалужене. В кінці літа головний пагін перетворюється на кореневище. Він значно подовжується і розміщується горизонтально, на вузлах з'являються корені. В пазухах листків, які засихають закладаються бруньки майбутнього року [363]. На вплив еколого-ценотичних факторів різні структурні ознаки рослин *S. holostea* мають неоднакову норму реакції, а також різноманітне варіювання в різних умовах зростання. Тому виявляється, що система кореляційних зв'язків між морфометричними параметрами в різних умовах у *S. holostea* різниться. У більш сприятливих умовах мінливість ознак і кореляції між ними зменшується [273]. Цвіте *S. holostea* у квітні-червні, насіння дозріває наприкінці липня. Плід – багатосім'яна коробочка. Проростати починає в тому самому вегетаційному сезоні, а іноді й після перезимівлі. До умов зволоження *S. holostea* маловимоглива, але вибаглива до родючості ґрунту. Вид стійкий до витоптування.

Carex pilosa. Див. опис на с. 51. Це найбільш поширений доміант трав'яно-чагарничкового ярусу у мішаних і широколистяних лісах Північного Сходу України. *C. pilosa* – багаторічна трав'яниста полікарпічна рослина кореневищно-пухкокущового типу. За Н.А. Тороповою [329], належить до конкурентних видів (віолентів Л.Г. Раменського). *C. pilosa* має надземний тип проростання насіння [335]. Проростки у природних умовах з'являються в червні на оголеному лісовому субстраті. Мішечок, головний корінь і мезокотиль у проростка довго зберігаються. Пагони, які складають парціальний кущ *C. pilosa*, формуються на 3 – 4-м роках життя з великих пазушних бруньок. Плагіотропні кореневища складають багаторічну систему підземних пагонів дорослих особин осоки волосистої [370]. Коренева система утворена додатковими коренями (від 2 до 23 см), що виникають у зонах кушіння розеткових пагонів й у вузлах плагіотропних кореневищ. Для дорослої особини характерна кількість додаткових коренів

від 8 до 10 шт. У віці 5 – 7 років починається вегетативне розмноження, яке співпадає з молодим генеративним станом особин. Швидкість росту кореневищ 20 – 33 см/рік. Наростання вегетативних пагонів симподіальне. Парціальні кущі можуть мати форму розеток, вегетативних або подовжених генеративних. В пазухах верхніх лускоподібних і нижніх асимілюючих листків розміщуються бруньки відновлення. З цих бруньок утворюються нові як вегетативні і генеративні пагони, так і гіпогеогенні кореневища. Листки у дорослих рослин *C. pilosa* зимують. Пластинки листків лінійні, довжина листків – до 30 см, ширина – до 10 мм. На 5 – 6 році життя осока волосиста зацвітає. У лісових екосистемах Північного Сходу України цвітіння припадає на травень. Анемофіл. Суцвіття складається з 3 – 4 колосків. Насіння дозріває в липні. Мезофіт [68]. Мезотроф. Тіньовитривала. Пік фотосинтезу припадає на весну, до осені інтенсивність фотосинтезу поступово знижується.

Vaccinium vitis-idaea. Див. опис на с. 62. Довгокореневищний багаторічний вічнозелений напівчагарник. Хамефіт. Біологія та екологія виду досить добре вивчена [1, 270 та ін.]. Генеративні бруньки закладаються ще восени [143], а навесні набухають раніше вегетативних. В умовах лісових екосистем Північного Сходу України брусниця цвіте наприкінці травня – у липні. Тривалість цвітіння однієї квітки 8 – 11 днів, а загальна тривалість цвітіння складає від 20 до 30 діб [359]. Лімітуючим фактором виступає температурний режим [233]. Квіти запилюються комахами, але можливе й самозапилення. Плід – ягода, в якій формується 6 – 7 насінин. Середня вага однієї ягоди – від 0,16 до 0,32 г. В регіоні проведення дослідження розмноження насінням відбувається зрідка [247]. На добре освітлених ділянках відмічається рясне плодоношення. За умови зменшення освітлення площа листків збільшується. Тривалість індивідуального життя листка 3 – 4 роки, але в несприятливих умовах вона знижується до 2 років. В результаті проведених спостережень встановили, що термін життя листків брусниці є індикатором життєвого стану цієї рослини. Шляхом формування підземних повзучих укорінених пагонів відбувається вегетативне розмноження *V. vitis-*

idaea [261]. На глибині 10 – 20 см лежать кореневища, на яких утворюються надземні вертикальні пагони, здатні до самостійного укорінення. Такі пагони називають парціальними кущами. Корені утворюють мікоризу з грибами родів *Phoma* і *Rhizoctonia* [117, 130]. Брусниця мало вимоглива до родючості ґрунту. За високої освітленості парціальні кущі *V. vitis-idaea* мають базальні гілочки. При зміні освітлення структура парціальних кущів змінюється. Оптимальною є освітленість 75% [25]. Мезофіт. Віддає перевагу піщаним, проте не дуже вологим ґрунтам. Добре витримує посуху, витрачаючи за три години тільки 21% загальної кількості води [134]. Вид дуже гнучкий морфоструктурно [210]. На півночі ареалу листові платівки стають товстішими, клітини мезофіла крупніші [46]. Зростає в широкій амплітуді лісових угруповань, адже вид не вибагливий. Ацидофільний вид, зустрічається на різних ґрунтах із рН від 3,71 до 6,21, оскільки є ацидофільним видом [459].

Vaccinium myrtillus. Див. опис на с. 63. Це багаторічний літньозелений напівчагарничок. Чорниця добре пристосована до розсіяного світла під шаром лісу [120]. Первинний пагін наростає моноподіально. Листки світло-зелені, тонкі, з черешками від 1 до 1,5 мм у довжину. Корені утворюють мікоризу [301]. У віці п'яти років в парціальних кущів настає генеративна фаза. Квітки розміщені поодинокі в пазухах листків. Запилюється як комахами так і шляхом самозапилення. Генеративні бруньки закладаються наприкінці літа – початку осені року попереднього цвітіння [460]. Від закладення бруньок до дозрівання плодів проходить близько 14 місяців [338]. В умовах Північного Сходу України чорниця цвіте в травні-червні, плід – ягода. Репродуктивну здатність виду знижують як жарка осінь, коли закладаються генеративні бруньки, так і низька температура навесні, у період початку цвітіння [119]. За освітленості 25 – 35% від повної (зімкнутість деревостану 0,6 – 0,8) відмічається найкраще плодоносіння чорниці. В темряві насіння не проростає [180]. В регіоні проведення досліджень сходів чорниці мало, проростки з'являються в першій половині літа. Ягоди поїдають

дрібні гризуни і пташки, але тільки 1% насіння проходить через їх травний тракт і не втрачає схожості [218]. *V. myrtillus* майже не створює ґрунтовий банк насіння, а схожість насіння в ґрунті знижується з 90 до 20% за три роки [478]. Чорниця – довгокореневищна рослина. Кореневище може досягати до 1 м в довжину. В нижній частині підстилки і верхній частині горизонту А₁ розташовуються кореневища з придатковими коренями. Саме через це Л.І. Кірікова [129] відносить чорницю до кореневопідстилкових видів рослин. Тому, унаслідок розростання кореневищ відбувається вегетативне розмноження і формування парціальних кущів. Для Північного Сходу України, як і для Карпат, це взагалі основний спосіб росту і розмноження *V. myrtillus* [27]. Парціальний кущ (заввишки 15 – 50 см) є морфоструктурною одиницею організації клонів. Тривалість життя парціального куща може досягати 50 років [103]. Мезофіт. Чутлива до морозів, тому взимку має потребу в захисті снігом, страждає від весняних заморозків [134, 375]. За дослідженнями, проведеними в Польщі, екологічний оптимум чорниці лежить у сосняках з *Molinia caerulea* [447] та в сосняках і ялиниках чорницевих [246]. Аналогічна ситуація спостерігається і в умовах Північного Сходу України. *V. myrtillus* потребує кислих ґрунтів (рН до 3,6 – 3,9) [55]. Потужним негативним чинником виступає антропогенний фактор, при підсиленні дії якого знижується чисельність особин чорниці. В лісах регіону проведення дослідження відмічали повне відмирання кущів чорниці. Це пов'язане з тим, що кореневища чорниці ростуть в товщі підстилки, яку збирає населення. *V. myrtillus* негативно реагує на ущільнення ґрунту. Так, у разі збільшення щільності ґрунту до 60 кг/см² і вище, кількість парціальних кущів зменшується в 2,2 рази, а приріст пагонів – у 1,5 рази [152].

***Calluna vulgaris*.** Див. опис на с. 51. Це багаторічний вічнозелений чагарничок, який в Україні є звичайним видом як для соснових борів, так і для сфагнових боліт [142]. Популяції *C. vulgaris* часто домінують або співдомінують у нижніх ярусах лісових екосистем. Ксеромезофіт. Зростає на бідних ґрунтах. Верес має вічнозелені дрібні листки, які добре адаптовані до

вітру й сухості. Місця з великою кількістю снігу є найкращими місцями зимівлі для даного виду. *C. vulgaris* слабкий конкурент, тому селиться або на сухих бідних ґрунтах, або на перезволожених зі сфагновим торфом. Ріст рослин починається при досягненні напівсуми добової максимальної й мінімальної температур у 7,2 °С [425]. Наростання відбувається симподіально, але молоді рослини ростуть моноподіально [274]. Корені мають мікоризу, а коренева система проникає в ґрунт на глибину до 30 см [378]. Рослина довгокоренева. У сприятливих умовах Північного Сходу України утворюються кореневища довжиною до 70 – 100 см, які можуть існувати до 20 років і більше. Дана медоносна рослина цвіте у липні-вересні. Збори меду можуть досягати 200 кг/га. Перше цвітіння *C. vulgaris* відмічається на 3 – 4 році життя. Запилення не спеціалізоване: має місце ентомофілія, анемофілія і самозапилення [462]. За вегетацію одна рослина вересу дає близько 90 тис. насінин, а великі особини несуть до 770 квітконосних пагонів [274]. Насіння опадає з листопада до весни. Анемохор. Відстань розносу насіння сягає 400 м [391]. *C. vulgaris* росте в основному на ґрунтах із рН від 3,5 до 5,0, помірно-ацидофільний вид [467]. Вапняних ґрунтів уникає [398], на азот реагує добре. Стійкий до пожеж, посухи, а також заморозків (весняних і осінніх). Молоді кущі навпаки, краще відростають після пожежі [437].

6.3. Особливості росту і формоутворення лісових трав Північного Сходу України

Особливості процесів росту та формоутворення розглянуті на прикладі групи рослин, які є найбільш характерними для лісових екосистем на Північному Сході України [139]. Статистична достовірність для всіх параметрів досліджуваних видів наведена в додатку Г. Середні темпи росту добре розкриваються в таких показниках, як абсолютна швидкість росту (AGR), відносна швидкість росту (RGR), абсолютна швидкість формування листової поверхні (AGRA) та нетто-асиміляція (NAR) (формули 2.1 – 2.4).

Asarum europaeum. Ріст і формоутворення вивчали в трьох субформаціях: *Querceta roboris*, *Pineta sylvestris*, *Acereto (platanoiditis)* – *Querceta (roboris)*. На рис. 6.1 подані результати обліку розміру загальної надземної фітомаси рослин, фітомаси і площі листків, висоти раметів *A. europaeum*. Паралельно із відмиранням на початку липня минулорічних листків, які в умовах лісових екосистем зберігаються живими до кінця червня-липня, було зафіксовано зменшення загальної надземної фітомаси, фітомаси і площі листків особин *A. europaeum*. У період з травня по листопад у раметів відбувалося закономірне збільшення всіх параметрів, які враховувалися. В субформації *Acereto (platanoiditis)* – *Querceta (roboris)* зафіксували більш раннє відмирання минулорічних листків, яке пов'язане з вищою освітленістю трав'яно-чагарничкового ярусу порівняно з іншими субформаціями, у яких затіненню сприяє густий підлісок *Corylus avellana* L. Зазвичай найбільші прирости пагонів у довжину характерні для генеративних рослин [324]. В субформації *Acereto (platanoiditis)* – *Querceta (roboris)* морфопараметри особин *A. europaeum*, які враховувалися, були нижчими, ніж в інших субформаціях.

Спираючись на середні темпи росту рослин, для копитняка визначена збалансованість морфогенезу протягом онтогенезу рослин. Це раніше зазначалося Є.С. Закамською та Л.А. Жуковою [99], з віком у парціальних кущів копитняка варіабельність основних ознак морфометрії рослин зменшувалася. Дана закономірність прослідковувалась і в наших дослідженнях.

Середні темпи росту *A. europaeum* у різних субформаціях були подібними. Однак абсолютна швидкість росту (AGR) і абсолютна швидкість формування поверхні листків (AGRA) були вищими в субформації *Querceta roboris*, що відповідає більш високим статистичним параметрам копитняка в цій субформації. Інші морфопараметри практично не відрізнялися в досліджуваних субформаціях, тільки показник нетто-асиміляції дещо вищим був в субформації *Querceta roboris* (рис. 6.2).

Отримані результати свідчать про те, що в субформації *Querceta roboris* складаються найбільш оптимальні умови для росту і розвитку *A. europaeum* в умовах Північного Сходу України.

***Aegopodium podagraria*.** Ріст і формоутворення *A. podagraria* вивчали в трьох субформаціях: *Querceta roboris*, *Pineta sylvestris*, *Acereto (platanoiditis)* – *Querceta (roboris)*. Встановлено, що фітомаса і площа листків *A. podagraria* найактивніше збільшувалися протягом червня, тоді як загальна надземна фітомаса і висота рослин мали максимальне збільшення в серпні. У період з травня по листопад відбувалося закономірне збільшення всіх параметрів. На рис. 6.3 наведені результати обліку загальної надземної фітомаси рослин, фітомаси і площі листків, висоти особин *A. podagraria*.

В субформації *Pineta sylvestris* до кінця вегетаційного періоду всі ростові параметри мали максимальні значення для цього виду. В субформації *Acereto (platanoiditis)* – *Querceta (roboris)* рослини *A. podagraria* були нижчими приблизно на 40 – 50%, ніж в субформації *Pineta sylvestris*. За розмірами загальної надземної фітомаси і площі листків рослини в субформації *Acereto (platanoiditis)* – *Querceta (roboris)* мало відрізнялися від субформацій *Pineta sylvestris* і *Querceta roboris*.

Абсолютні і відносні ростові параметри (AGR, RGR, AGRA NAR) наведені на рис. 6.4. Вони в різних типах лісу близькі за значенням. Абсолютна швидкість зростання, RGR і NAR були вищими в субформації *Pineta sylvestris*, що відповідає більш високим статистичним морфометричним параметрам *A. podagraria* в цій субформації. Це свідчить, що умови субформації *Pineta sylvestris* найбільшою мірою відповідають еколого-ценотичному оптимуму цього виду.

В умовах Північного Сходу України найбільш оптимальні умови для росту і розвитку *A. podagraria* складаються в субформації *Pineta sylvestris*.

Висота парціальних кущів, см

Надземна фітомаса рослин, г

Площа листкової поверхні, см².

Фітомаса листків, г

I – *Querceta roboris*

II – *Pineta sylvestris*

III – *Acereto (platanoiditis) –
Querceta (roboris)*

Рис. 6.1. Екологічна обумовленість росту і формоутворення *A. europaeum* у вивчених субформаціях.

Примітка: на осях позначені дати проведення спостережень (в середньому за весь період досліджень).

Рис. 6.2. Показники росту і розвитку *A. europaeum* у різних лісових фітоценозах.

Висота парціальних кущів, см

Надземна фітомаса рослин, г

Площа листкової поверхні, см².

	Фітомаса листків, г	
I – <i>Querceta roboris</i>	II – <i>Pineta sylvestris</i>	III – <i>Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)</i>

Рис. 6.3. Екологічна обумовленість росту і формоутворення *A. podagraria* у вивчених субформаціях.

Примітка: на осях позначені дати проведення спостережень (в середньому за весь період досліджень).

Рис. 6.4. Показники росту і розвитку *A. podagraria* у різних лісових фітоценозах.

Stellaria holostea. Ріст і формоутворення вивчали в трьох лісових субформаціях: Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris), Betuleta pendulae, Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris) – рис. 6.5.

В умовах Північного Сходу України для *S. holostea* відмічали період активного весняного росту (липень-серпень), сповільнення процесів росту і розвитку, період повторного підвищення активності ростових процесів (друга половина серпня). Це пов'язане з осіннім відростанням листків.

Середні темпи росту *S. holostea* у різних типах лісу були подібними. Найменша абсолютна швидкість формування поверхні листків відзначена в субформації Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris), хоча інші морфопараметри практично не відрізнялися (рис. 6.6).

В умовах лісових екосистем Північного Сходу України в субформації Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris) найбільшою мірою складаються оптимальні умови для росту і розвитку *S. holostea*.

Carex pilosa. На рис. 6.7 наведені результати обліку розміру загальної надземної фітомаси рослин, фітомасу і площі листків, висоти раметів. Ріст і формоутворення *C. pilosa* вивчали в трьох субформаціях: Betuleta pendulae, Querceta roboris, Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris). У період з травня по липень в усіх субформаціях у раметів *C. pilosa* відбувалося закономірне збільшення величини морфопараметрів, які враховувалися.

В субформації Betuleta pendulae на початку червня було зафіксовано відмирання торішніх листків, які відмирили в субформаціях Querceta roboris і Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris) дещо пізніше. Більш раннє відмирання листків в субформації Betuleta pendulae було обумовлене зростанням *C. pilosa* у лісі з вищою освітленістю, а деревні породи субформацій Querceta roboris і Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris) сильніше затінюють нижні яруси.

Висота парціальних кущів, см

Надземна фітомаса рослин, г

Площа листкової поверхні, см².

I – Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)	Фітомаса листків, г II – Betuleta pendulae	III – Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris)
---	---	--

Рис. 6.5. Екологічна обумовленість росту і формоутворення *S. holostea* у вивчених субформаціях.

Примітка: на осях позначені дати проведення спостережень (в середньому за весь період досліджень).

Рис. 6.6. Показники росту і розвитку *S. holostea* у різних лісових фітоценозах

Висота парціальних кущів, см

Надземна фітомаса рослин, г

Площа листкової поверхні, см².

	Фітомаса листків, г	
I – <i>Betuleta pendulae</i>	II – <i>Querceta roboris</i>	III – <i>Tilieta (cordatae)</i> – <i>Querceta (roboris)</i>

Рис. 6.7. Екологічна обумовленість росту і формоутворення *C. pilosa* у вивчених субформаціях.

Примітка: на осях позначені дати проведення спостережень (в середньому за весь період досліджень).

Найменшими показники росту і розвитку були в субформації *Tilieta* (*cordatae*) – *Querceta* (*roboris*). Всі показники темпів росту були значно вищими в субформації *Querceta roboris*, що пов'язується з більш високими статистичними морфометричними параметрами. (рис. 6.8).

В лісових екосистемах регіону оптимальні умови для розвитку *C. pilosa* найбільшою мірою складаються в субформації *Querceta roboris*.

***Vaccinium vitis-idaea*.** Результати визначення ростових параметрів парціальних кущів подані на рис. 6.9. Ріст і формоутворення *V. vitis-idaea* вивчали в трьох лісових групах асоціацій: *Pineta* (*sylvestris*) *moliniosa* (*caeruleae*), *Betuleto* (*penduli*) – *Pineta* (*sylvestris*) *vacciniosa* (*myrtilli*), *Pineta* (*sylvestris*) *hylocomiosa*.

Для всіх популяцій характерне збільшення величини всіх морфопараметрів, які враховувалися в різних групах асоціацій, але з різними темпами. Для групи асоціацій *Pineta* (*sylvestris*) *moliniosa* (*caeruleae*) і *Betuleto* (*penduli*) – *Pineta* (*sylvestris*) *vacciniosa* (*myrtilli*) активний ріст фіксувався з травня по серпень, а в групі асоціацій *Pineta* (*sylvestris*) *hylocomiosa* з травня по вересень. Протягом липня-серпня в досліджуваних групах асоціацій *Pineta* (*sylvestris*) *moliniosa* (*caeruleae*) і *Betuleto* (*penduli*) – *Pineta* (*sylvestris*) *vacciniosa* (*myrtilli*) і в групі асоціацій *Pineta* (*sylvestris*) *hylocomiosa* протягом серпня – початку вересня засвідчувалося зменшення всіх морфопараметрів, які враховувалися, крім висоти рослин. На це вплинуло відмиранням частини зелених листків у цей період.

Найактивнішим ріст і формоутворення були в групі асоціацій *Betuleto* (*penduli*) – *Pineta* (*sylvestris*) *vacciniosa* (*myrtilli*) (рис. 6.10). Середні темпи росту *V. vitis-idaea* у різних фітоценозах були подібними.

В умовах північно-східної частини України оптимальним для росту і формоутворення *V. vitis-idaea* є група асоціацій *Betuleto* (*penduli*) – *Pineta* (*sylvestris*) *vacciniosa* (*myrtilli*).

Рис. 6.8. Показники росту і розвитку *C. pilosa* у різних лісових фітоценозах.

Висота парціальних кущів, см

Надземна фітомаса рослин, г

Площа листкової поверхні, см²

Кількість листків, шт		
I – <i>Pineta (sylvestris) moliniosa (caeruleae)</i>	II – <i>Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)</i>	III – <i>Pineta (sylvestris) hylocomiosa</i>

Рис. 6.9. Екологічна обумовленість росту і формоутворення *V. vitis-idaea* у різних групах асоціацій.

Примітка: на осях позначені дати проведення спостережень (в середньому за весь період досліджень).

Vaccinium myrtillus. У період із травня по серпень в усіх фітоценозах Північного Сходу України відбувалося закономірне збільшення всіх величин морфопараметрів, але з різними темпами (рис. 6.11). Ріст і формоутворення *V. myrtillus* вивчали в трьох типових лісових групах асоціацій: *Pineta (sylvestris) hylocomiosa*, *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*, *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*.

Найбільшими показники росту і формоутворення рослин *V. myrtillus* були в групах асоціацій *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)* і, дещо нижчими – в групах асоціацій *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*, і найменшими – в групі асоціацій *Pineta (sylvestris) hylocomiosa*, яка характеризується меншою освітленістю трав'яно-чагарничкового ярусу.

В усіх групах асоціацій різниця в морфометричних показниках не була різкою, але досить визначеною. Ці розходження тісно пов'язані з темпами росту *V. myrtillus*, що більш характерно розкриваються такими морфометричними показниками, як AGR, AGRA, RGR, NAR (рис. 6.12).

В умовах Північного Сходу України оптимальні умови для росту і формоутворення *V. myrtillus* найбільшою мірою складаються в групі асоціацій *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*.

Calluna vulgaris. Результати дослідження росту парціальних кущів подані на рис. 6.13. Ріст і формоутворення *C. vulgaris* вивчали в трьох субформаціях: Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris), Pineta sylvestris, Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris).

У період з кінця квітня до початку травня до жовтня в усіх субформаціях відбувалося закономірне збільшення величини врахованих морфопараметрів, але різними темпами.

У більш вологих сосняках з березою і чорницею, показники продукційного процесу в *C. vulgaris* були найнижчими. Абсолютна швидкість росту (AGR) у була вищою в субформації Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris), але RGR тут дещо поступається субформації Pineta sylvestris, що, можливо, пов'язане з віком клонів вересу. (рис. 6.14).

Рис. 6.10. Показники росту і розвитку *V. vitis-idaea* у різних лісових фітоценозах.

Висота парціальних кущів, см

Надземна фітомаса рослин, г

Площа листкової поверхні, см².

Кількість листків, шт		
<i>I – Pineta (sylvestris)</i> <i>hylocomiosa</i>	<i>II – Pineta (sylvestris)</i> <i>vacciniosa (myrtilli)</i>	<i>III – Betuleto (penduli) –</i> <i>Pineta (sylvestris) vacciniosa</i> <i>(myrtilli)</i>

Рис. 6.11. Екологічна обумовленість росту і формоутворення *V. myrtillus* у вивчених групах асоціацій.

Примітка: на осях позначені дати проведення спостережень (в середньому за весь період досліджень).

Рис. 6.12. Показники росту і розвитку *V. myrtillus* у різних лісових фітоценозах.

Висота рослин, см

Надземна фітомаса рослин, г

I – Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris)	II – Pineta sylvestris	III – Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris)
---	------------------------	---

Рис. 6.13. Екологічна обумовленість росту і формоутворення *C. vulgaris* у вивчених субформаціях.

Примітка: на осях позначені дати проведення спостережень (в середньому за весь період досліджень).

Рис. 6.14. Показники росту і розвитку *C. vulgaris* у різних лісових фітоценозах.

Оптимальні умови для росту і формоутворення *C. vulgaris* в умовах лісових екосистем Північного Сходу України найбільшою мірою складаються в умовах Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris). Найбільшими показники зростання і формоутворення рослин *C. vulgaris* були в субформації Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris). Дещо нижчими в субформаціях Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) і Pineta sylvestris, які відрізняються меншою освітленістю трав'яно-чагарничкового ярусу.

При цьому на зазначених вище процесах певним чином позначається варіювання породного складу ярусу деревостану, його зімкнутість та ступінь вираженості кореневої конкуренції.

6.4. Біопродукційні процеси і швидкість росту особин рослин трав і чагарничків в різних типах лісових екосистем

При проведенні багаторічних спостережень природних і штучних лучних фітоценозів авторським колективом було встановлено, що особини рослин у популяціях відрізняються за темпами розвитку [92]. Таке явище запропонували назвати тимчасовою поліваріантністю і виділили в темпах розвитку п'ять класів, які мають суттєві відмінності.

1-й клас – прискорений розвиток. Максимальний інтервал – п'ять вікових станів: від іматурного до сеньйального. Основна особливість – скорочення термінів проходження рослинами окремих онтогенетичних етапів, або, у деяких випадках, пропуск окремих онтогенетичних станів (як правило ювенільних або іматурних). В роботі [92], зокрема, були описані у *Dactylis glomerata* L., *Festuca pratensis* L., *Plantago major* L. і *Ranunculus repens* L. у посівах, де були зареєстровані пропуски іматурного, виргінільного, молодого середньовікового і старого генеративного, а також субсеньйального станів.

2-й клас – нормальні темпи розвитку. Нормальними темпами розвитку особин були визнані такі, за яких тривалість кожного онтогенетичного етапу

є найбільш поширеним випадком. Зазвичай кількість таких рослин з нормальними темпами розвитку становить 50–60% у локальній популяції.

3-й клас – уповільнений розвиток у вигляді затримки рослин в тих чи інших онтогенетичних станах. Найчастіше в прегенеративному періоді. Темпи розвитку рослин пов'язані з їх життєвим станом: у багаторічників засвідчується тенденція до збільшення тривалості життя за низького рівня життєвості. Такі випадки неодноразово описувалися в деревних рослин, коли спостерігались незначні підрости протягом до 10 років і більше у віргінільному або іматурному стані. Подібне явище є характерним і для трав'янистих рослин.

4-й клас – це вторинний або тимчасовий спокій. Уперше цей випадок був описаний Т.А. Работновим в анемони (*Anemonoides sp.*) на субальпійських луках Кавказу. Виявилось, що вторинний спокій – досить поширене явище серед рослин. До несприятливих умов існування рослини можуть адаптуватися саме за рахунок вторинного спокою. Вторинний або тимчасовий спокій це ніщо інше, як затримка розвитку рослин.

5-й клас – перехід в більш ранні стани або омолодження. Виявляється можливим в тому разі, якщо рослина має ювенільні меристеми, що знаходяться в стані спокою.

Фактичного матеріалу щодо різноманітності темпів розвитку рослин дуже мало, при цьому проблематика і напрямок сформовані досить давно. Є лише загальні висновки, що в разі погіршення умов зростання тривалість життя збільшується. Посилення аридності території (на аридних та субаридних територіях) веде до прискорення старіння рослин. У цілому, різноманіття шляхів онтогенетичного розвитку – це комплекс складних адаптацій на рівні організмів до екстремальних ситуацій.

За індивідуальної різноманітності темпів росту та біопродукційного процесу, за сезонної диференціації термінів цвітіння і плодоносіння лісових трав і чагарничків сумарне накопичення фітомаси, і відповідно, проективне покриття в живому надґрунтовому покриві підпорядковується одній

загальній закономірності. З ранньої весни загальне проективне покриття трав і чагарничків швидко зростає, досягає максимуму приблизно до липня і до осені плавно знижується. Це підтверджують наші багаторічні дані та дані інших дослідників у різних регіонах лісової зони (рис. 6.15).

Рис. 6.15. Сезонна динаміка загального проективного покриття трав'яного ярусу. У листяно-соснових угруповань: 1 – березове в'ійчасто-кропивне; 2 – листяно-соснове різнотравне; 3 – соснове різнотравне [221].

6.5. Морфогенез як еколого-фітоценотично обумовлений процес

На підставі багаторічних досліджень і морфометричних обліків встановлено, що для всіх модельних видів рослин, які домінують у трав'яно-чагарничковому ярусі лісів в умовах Північного Сходу України, є спільними загальні особливості росту і процесів формоутворення. За життєвою стратегією і реалізованою еколого-фітоценотичною тактикою досліджувані

види є багаторічниками з активним ростом і формоутворенням у весняно-літні місяці вегетаційного періоду.

У багатьох з них є зимуючі листки, що подовжує період активного фотосинтезу в умовах лісових фітоценозів з переважанням широколистяних деревних порід, які дуже затінюють нижні яруси в літній період. Для модельних видів трав'яно-чагарничкового ярусу Північного Сходу України визначено криві росту рослин у висоту, збільшення розміру листової поверхні і зростання надземної фітомаси. Корені всіх вивчених рослин пов'язані з верхнім горизонтом ґрунту. У вивчених видів рослин переважає вегетативне розмноження і розростання, тому «внесок» рослин у формування органів генеративного розмноження виявився порівняно низьким. Якщо в багатьох рослин відкритих місцезростань величина репродуктивного зусилля досягає 61 – 70% [111], то в модельних досліджуваних рослин вона коливається в діапазоні від 1,5 – 3,0% (*C. vulgaris*) до 45,5 – 57,2% (*V. myrtillus*). Отже, репродуктивне зусилля типових лісових компонентів трав'яно-чагарничкового ярусу не перевищувало 20%, здебільшого воно є нижчим, і лише в зірочника й чорниці досягало максимальних значень%. Можна вважати, що це відображує їх вторинну фітоценозогенетичну позицію.

Для багатьох досліджуваних видів рослин було характерним здрибнення особин при погіршенні умов. Раніше для брусниці і чорниці це зафіксовано Д. Бурдюненом і Л. Дагітом [41]. Здрібнілими, зі зниженою листовою поверхнею були й сенільні особини. У разі погіршення умов життя рослин кореляції між ознаками особин стають більш високими, і кореляційні плеяди виділяються краще [273].

На підставі комплексного обліку особливостей росту і формоутворення парціальних кущів та вікового складу їх субпопуляцій у клонах виявлені еколого-фітоценотичні оптимуми для модельних видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу регіону проведення досліджень. Вони наступні: *Asarum europaeum* – субформація *Querceta roboris*; *Aegopodium podagraria* –

субформація *Pineta sylvestris*; *Stellaria holostea* – субформація *Acereto (platanoiditis)* – *Querceta (roboris)*; *Carex pilosa* – субформація *Querceta roboris*; *Vaccinium vitis-idaea* – група асоціацій *Betuleto (penduli)* – *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*; *Vaccinium myrtillus* – група асоціацій *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*; *Calluna vulgaris* – субформація *Querceto (roboris)* – *Pineta (sylvestris)*.

У цілому, встановлено, що початок цвітіння всіх видів лісових трав і чагарничків, що вивчалися, визначається погодними умовами поточного року і пов'язаний з термінами прогрівання лісового фітоценозу як цілісної екосистеми. Залежно від видового складу деревостану, його зімкнутості, а також від наявності підліску і його щільності в різних типах фітоценозів початок цвітіння в середньому за роками зміщується на термін від 2 до 4 – 5 днів. Це свідчить про специфічність ритміки розвитку рослин нижніх ярусів лісу, залежну від типу фітоценозу й усіх структурних компонентів, що входять у нього. Було також помічено, що онтогенетично старіші парціальні кущі лісових чагарничків мають тенденцію зацвітати раніше, ніж парціальні кущі онтогенетичних станів g_1 і g_2 . Однією з важливих загальних рис морфогенезу рослин трав'яно-чагарничкового ярусу є їхня висока морфологічна мінливість. Залежно від еколого-ценотичної обстановки ці рослини можуть істотно змінювати форму крони, розмір листя, висоту пагонів та інші параметри. Широкі масштаби такої мінливості на прикладі *Trientalis europaea* були показані в роботі Т.А. Полянської [255], у випадку з *Fragaria vesca* – у дослідженні І.В. Шивцової [369].

РОЗДІЛ 7

ЕКОЛОГІЧНА РІЗНОМАНІТНІСТЬ ВЕГЕТАТИВНО-РУХОМИХ РОСЛИН

7.1. Основні еколого-фітоценотичні особливості вегетативно-рухомих рослин

Трапляння і велика кількість видів лісових трав визначається їх можливостями рости в певних екологічних умовах, які складаються в тих чи інших фітоценозах. Т.М. Буторіною [43] запропоновано поняття про еколого-ценотичний ареал рослин як набір асоціацій, в яких цей вид зростає не випадково. Надалі це поняття не раз використовувалося при оцінці еколого-фітоценотичних особливостей, у тому числі й видів рослин живого надґрунтового покриву в лісових екосистемах. В.В. Петров [243] встановив, що в лісових фітоценозах широкі еколого-ценотичні ареали мають *Luzula pilosa*, *Rubus saxatilis*, *Majanthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Convallaria majalis*. При цьому, за його даними в окремих видів у межах еколого-ценотичного ареалу має місце чітко виявлений оптимум відносно певного типу фітоценозів. У *Carex pilosa* – це фітоценози з домінуванням дуба, а в інших видів чітко вираженого синтаксономічного оптимуму не зафіксовано.

У цілому, синтаксономічна пристосованість видів лісових трав і чагарничків, їх ценотичні ареали й оптимум є важливою характеристикою, яка визначає поширення цих видів рослин та їх стійкість.

7.2. Екологічні ареали лісових трав у фітоценозах класу QUERCO-FAGETEA Br.-Bl. et Vlieg

Лісові екосистеми відіграють важливу роль як стабілізатори природного середовища великих регіонів. В Україні загальна лісистість становить близько 16% території держави. За розрахунками екологів, оптимальним для України є показник 20%. Активна робота зі збереження лісів, створення лісових національних парків, заповідників і заказників, а також залісення забезпечує підвищення існуючих показників. Так, за

результатами державного обліку лісів, проведеного в 2011 році, площа лісів України зросла на 353 тис. га. Поширені ліси по території нерівномірно. На Північному Сході України найбільш високий показник – 26,1% зареєстрований на Поліссі, при переході до лісостепової зони цей показник знижується до 12,2%. Ліси Північного Сходу України зазнають різноманітних як прямих (рубки, рекреація та ін.), так і непрямих (глобальне потепління клімату) антропогенних дій. Вони порушують всю лісову екосистему і в першу чергу нижні яруси. Живий надґрунтовий покрив лісів відіграє дуже важливу роль у їх житті. Він становить еколого-ценотичне середовище для підросту деревних порід і тим визначає самопідтримку лісових екосистем. Лісові трави є також цінним індикатором стану лісових фітоценозів. Тому детальне вивчення екології лісових трав є актуальною науковою проблемою.

На підставі обстеження лісів Північного Сходу України у 2004 – 2015 рр. була виявлена досить широка представленість фітоценозів класу *Quercus-Fagetea* Br.Vl. et Vlieg. Це широколистяні ліси мезофітного і ксеромезофітного характеру сформовані в основному дубом з домішкою інших широколистяних порід (переважно липи і ясена) [316]. Живий надґрунтовий покрив у лісах цього типу сформований травами і напівчагарничками і є досить різноманітним. Серед типових і характерних для цього класу видів трав'янистих рослин відмічається значна кількість інвазійних видів, що відтворює виявлену антропогенну трансформацію ряду таких лісів.

За докладного вивчення екології лісових трав нами була обрана група види, характерних для широколистяних лісів регіону: *Aegopodium podagraria*, *Anemone nemorosa*, *Brachypodium sylvaticum*, *Campanula trachelium*, *Carex pilosa*, *Convallaria majalis*, *Filipendula ulmaria*, *Hepatica nobilis*, *Lathyrus vernus*, *Melica nutans*, *Polygonatum odoratum*, *Ranunculus repens*, *Salvia glutinosa*, *Stellaria holostea*, *Urtica dioica*. Територіальне поширення цих видів обумовлене їх екологією і особливостями ґрунтового покриву в лісових

угрупованнях. Загальні екологічні особливості цих лісових трав можуть бути охарактеризовані таким чином.

Aegopodium podagraria – багаторічна довгокоренева рослина з європейсько-західноазійським типом ареалу. Ростає на свіжих (у нижніх шарах зволжених), слабокислих, гумусних, багатих, піщаних, кам'янистих, глинистих або мулких ґрунтах. Кореневища двох типів: довгі плагіотропні, які мають тільки лускоподібне листя, і короткі ортотропні, на яких розвивається лускоподібне низове листя і серединне листя, що асимілює.

Anemone nemorosa – трав'яниста рослина заввишки до 25 см. Геофіт. Кореневище потовщене, горизонтальне, циліндричне. Воно галузиться й швидко розростається, забезпечуючи утворення клонів. Належить до ранньоквітучих рослин-ефемероїдів, швидко проходячи весь цикл розвитку, цвіте і плодоносить до повного розпускання листя дерев. Зустрічається на свіжих, слабокислих, багатих, гумусних, пухких, щербистих і глинистих ґрунтах.

Brachypodium sylvaticum – багаторічник, що утворює нещільні дерновини діаметром 5 – 7 см. Кореневища шнуроподібні, білі, глибоко залягаючі. Цвіте з червня по серпень. Ростає в затінених широколистяних, ялиново-широколистяних і дрібнолистяних лісах на свіжих і злегка вологих багатих ґрунтах: дерново-підзолистих, сірих лісових.

Campanula trachelium – багаторічна трав'яниста лісова рослина. Стебло заввишки до 1 м, гостроребристе. Уся рослина вкрита довгими жорсткими волосками. Ростає в широколистяних і хвойних лісах. Цвіте з початку липня до середини серпня. Насіння починає дозрівати наприкінці серпня. Проростання насіння дуже розтягнуте: основна частина сходів з'являється навесні наступного року. Запилюється переважно бджолами і джмелями. Мезофіт.

Carex pilosa – багаторічна рослина з тонким повзучим кореневищем, що дає довгі тонкі дерев'янисті пагони й бокові репродуктивні пагони. Листя зимує. Цвіте на початку травня. Плодоносить у квітні-травні. Характерне для

широколистяних і змішаних лісів. Віддає перевагу глинистим, суглинистим або супіщаним, сірим лісовим або багатим дерново-підзолистим, або чорноземним ґрунтам.

Convallaria majalis – багаторічна трав'яниста рослина з повзучим розгалуженим кореневищем і тонкими коренями у вузлах. Ростає в листяних і соснових, а також мішаних лісах, на узліссях і галявинах. Цвіте наприкінці травня, плоди – помаранчеві ягоди, дозрівають у жовтні. Особливо добре розвивається на багатому нейтральному ґрунті за умови достатнього зволоження. Тіньовитривала. На незайманих місцях проживання розростається дуже активно, створюючи значні клони.

Filipendula ulmaria – багаторічна трав'яниста рослина заввишки до 1,5 – 2 м з прямостоячим гладеньким ребристим густозалісненим, простим або гіллястим стеблом і мичкуватою кореневою системою. Кореневище повзуче. Характерне для післялісових лук. Віддає перевагу вологим, родючим ґрунтам.

Hepatica nobilis – багаторічна трав'яниста рослина, заввишки 5 – 15 см. Кореневище темно-коричневе, має на верхівці довгасто-яйцеподібні, бурі лусочки. Цвітіння припадає на квітень-травень. Плід – довгаста, волосиста сім'янка. Характерна для широколистяних лісів. Віддає перевагу родючим, пухким ґрунтам. Тіньовитривала рослина.

Lathyrus vernus – трав'яниста багаторічна рослина. Ростає в розріджених хвойних і мішаних лісах, на луках і серед кущів. Мезофітна, евтрофна, тіньовитривала рослина. Ростає на свіжих, слабокислих, багатих, гумусних, кам'янистих або мулких ґрунтах. Рослина досить посухостійка.

Melica nutans – багаторічна рослина. Кореневище горизонтальне, тонке, повзуче, розгалужене, рослина іноді утворює пухкі дерновинки. Висота стебел 20 – 60 см. Цвіте з травня по червень. Ростає в тінистих місцях, переважно в соснових і листяних лісах. Плоди поширюються мурахами.

Polygonatum odoratum – багаторічна кореневищна рослина 30 – 65 см заввишки. Наприкінці вегетативного періоду в бруньці повністю

закладений пагін майбутнього року, включаючи суцвіття і квітки. Цвіте з травня до червня. Ксеромезофіт. Рoste на підсихаючих, слабокислих, багатих, гумусних, пухких, переважно дрібних, піщаних, кам'янистих і глинистих ґрунтах: по лісах, кущах і схилах. Узлісно-лісовий вид.

Ranunculus repens – багаторічна трав'яниста рослина заввишки 15 – 40 см з коротким гіллястим кореневищем. Стебло висхідне або стелеться, укорінюється у вузлах. Цвіте в червні. Віддає перевагу важкому, багатому на поживні речовини, вологому, аерованому ґрунту.

Salvia glutinosa – багаторічна рослина, висотою 100 – 125 см. Гемікриптофіт. Цвіте в червні-вересні. У тінистих листяних і змішаних лісах, на вологому багатому гумусом ґрунті. Кальцієфіл.

Stellaria holostea – багаторічна трав'яниста рослина з тонким повзучим кореневищем. Цвіте з середини квітня до середини червня. Плоди дозрівають у червні-липні. Мезофіт. Світлолюбна. Рoste на гумусних, свіжих вологих і добре провітрюваних лісових ґрунтах. Належить до європейсько-західносибірських узлісно-лісових видів.

Urtica dioica – багаторічна трав'яниста рослина з потужним коренем і довгим горизонтальним гіллястим кореневищем, заввишки 60 – 200 см. Рослина дводомна. Розмножується насінням і вегетативно. Рудеральна рослина. Зустрічається в широколистяних лісах. Мезогідрофіт. Нітрофіл. На відміну від поширеної думки про пристосованість *Urtica dioica* до ґрунтів, багатих на азот, розподіл цієї рослини по лісових екосистемах контролюється більшою мірою наявністю в ґрунті доступного фосфору [457].

Точну характеристику екологічних властивостей лісових трав можна отримати за екологічними шкалами. Нині розроблені і використовуються фахівцями шкали Елленберга, Ландольта, Циганова та ін. У зв'язку з принципом екологічного регіоналізму найбільш точними є шкали, розроблені безпосередньо для регіону дослідження. В Україні такі шкали розробив й опублікував Я.П. Дідух [412]. Ці шкали амплітудні і дозволяють оцінювати види за 12 окремими екологічними режимами. За методикою

А.Д. Булохова [39] для видів лісових трав, що вивчаються, визначено їх екологічний оптимум і зіставлено з екологічними режимами фітоценозів класу *Quercus-Fagetea Br.Vl. et Vlieg.* Оцінку екологічних режимів проведено за характерними діагностичними видами рослин синтаксонів цього класу. Як бачимо з рис. 7.1, основні екологічні режими в синтаксонів класу *Quercus-Fagetea* досить широкі. Зокрема, за зволоженням ґрунту вони відповідають місцезростанням від ксерофітних до субгідрофітних, за аерацією ґрунту – від субаерофільних до аерофобних тощо.

Рис. 7.1. Амплітуда екологічних режимів (від мінімуму до максимуму) для синтаксонів класу *Quercus-Fagetea*. Позначення осей: Hd – водний режим ґрунту; fH – змінність водного режиму ґрунту; Ae – аерація ґрунту; Rc – рН ґрунту; Ca – вміст карбонатів у ґрунті; Nt – вміст азоту в ґрунті; Tm – терморезим; Om – гумідність клімату; Lc – освітленість.

Індивідуальні екологічні амплітуди видів лісових трав, що вивчаються, наведені на рис. 7.2. Видно, що в цілому їх поширення відповідає екологічним чинникам, типовим для фітоценозів класу *Quercus-Fagetea*.

Індивідуальні екологічні амплітуди в лісових трав за окремими екологічними чинниками виявляються досить широкими, але за іншими – дуже вузькими. В останньому випадку такий екологічний чинник може виявитися критичним при змінах екологічного становища в лісових угрупованнях (додаток Д).

Aegopodium podagraria *Anemone nemorosa* *Brachypodium sylvaticum* *Campanula trachelium* *Carex pilosa*

Convallaria majalis *Filipendula ulmaria* *Hepatica nobilis* *Lathyrus vernus* *Melica nutans*

Polygonatum odoratum *Ranunculus repens* *Salvia glutinosa* *Stellaria holostea* *Urtica dioica*

Рис. 7.2. Екологічні амплітуди оптимального екологічного режиму 15 видів лісових трав (позначення осей – як на рис. 7.1).

Так, у *Anemone nemorosa* вимоги до терморезиму не виходять поза межі мезотермного, у *Brachypodium sylvaticum* високі вимоги до кислотності ґрунту, у *Melica nutans* – до вмісту в ґрунті карбонатів.

У цілому, індивідуальні екологічні амплітуди лісових трав відповідають екологічним режимам синтаксонів класу *Querc-Fagetea* і за умови правильної господарської експлуатації цих лісів структура нижніх ярусів збереже свою цілісність і самобутність. Аналізуючи екологію лісових трав, слід враховувати, що екологічні чинники мають часткову взаємозамінюваність, тому дефіцит одного чинника може певною мірою перекриватися іншими чинниками [69]. Фактично потреба в тому чи іншому чиннику залежить від поєднання інших чинників в цьому місці зростання і залежно від екологічного фону може бути вищою або нижчою. Істотно позначається на життєздатності лісових трав і обмежувальна дія екологічних чинників на підставі закону мінімуму Лібіха.

Позначається на еколого-ценотичних зв'язках лісових трав і чагарничків так звана екологічна неоднорідність видів рослин. Вона полягає в тому, що в різних фенотипів і різних локальних популяцій унаслідок адаптації і мікроеволюції, потреби в екологічних ресурсах і відношення до екологічних умов не ідентичні. Зрештою окремі локальні популяції одного й того самого виду можуть бути різними екотипами. Такими основними екотипами є: а) кліматипи; б) едафотипи; в) ценотипи.

Лісові фітоценози порівняно з фітоценозами лук, боліт або степів мають найбільш складну структуру. Ліс формують рослини різних життєвих форм з неоднаковою аутоекологією, а види рослин-ценозоутворювачів розміщуються в різних ярусах лісового фітоценозу. Верхні яруси, як правило, складають дерева, середні яруси – кущі, а нижні яруси – чагарнички, лісові трави і мохи. Стійкість лісових угруповань визначається флористичним складом і цілісністю кожного з ярусів. При цьому видовий склад трав'яно-чагарничкового ярусу, стійкість і структура популяцій, якими представлені

види рослин цього ярусу, важливі не менше, ніж для інших ярусів лісового фітоценозу.

У зв'язку з цим нами поставлено завдання для групи лісових фітоценозів, характерних для Північного Сходу України, встановити видовий склад ценозоутворюючих трав'янистих і чагарничкових рослин та оцінити його еколого-фітоценотичну відповідність природним умовам фітоценозу як цілісної екосистеми. На підставі геоботанічних описів для подальшого дослідження з числа трав'янистих і чагарничкових рослин були обрані ті, що мають потенційні можливості щодо формування нижнього ярусу лісів регіону.

Ці види рослин були оцінені за їх здатністю стійко зростати у фітоценозах чотирьох синтаксонів, найбільш характерних для лісових екосистем Північного Сходу України [224, 239, 316]:

1. Союз *Fagion sylvaticae* Luguët 1926. порядку *Fagetalia sylvaticae* Pawl. 1928 класу *Querceto-Fagetea* Br.-Bl. et Vieger 1937. Широколистяні ліси з дубом на багатих ґрунтах.

2. Союз *Quercion robori-petraeae* Br.-Bl. et Tux. 1932 класи *Quercetea robori-petraeae* Br.-Bl. et Tux. 1943. Дубово-соснові ліси і дубово-березові ліси на підзолистих ґрунтах.

3. Союз *Cytiso ruthenici* – *Pinion sylvestris* Krausch 1962 порядку *Pulsatillo-Pinetalia sylvestris* Oberd. 1966 класу *Pulsatillo-Pinetea sylvestris* Oberd 1992. Соснові ліси на піщаних ґрунтах.

4. Союз *Dicrano* – *Pinion* Libb. 1933s. str (syn. *Festuco ovinae* – *Pinion sylvestris* Vorobyov, Balaschov et V. Sl. 1997), союз *Vaccinio uliginosae* – *Pinion sylvestris* Vorobyov, Balaschov et V. Sl. 1997, союз *Betulion pubescentis* R. Tx. 1955 порядку *Pinetalia* Oberd. 1949 (syn. *Cladonio* – *Vaccinietalia* K. – Lund 1967) і союз *Vaccinio* – *Piceion* Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939 порядку *Vaccinio* – *Piceetalia* Br.-Bl. 1939. класу *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. 1939. Бореальні соснові і сосново-березові ліси на піщаних, супіщаних або торф'яних ґрунтах.

Методом фітоіндикації був встановлений типовий екологічний режим, властивий цим лісовим фітоценозам. Для фітоіндикації використовували екологічні шкали Я.П. Дідуха [412]. Екологічний режим кожного з синтаксонів оцінювали за набором характерних для нього видів рослин, використовуючи матеріали геоботанічних описів. Для оцінки місцезростань застосовували три основні шкали: вологість ґрунту, вміст азоту в ґрунті й освітленість, оскільки це найбільш важливі фактори для рослин нижніх ярусів лісу.

Екологічний режим місцезростання оцінювали за формулою А.Д. Булохова [39] за кожним з трьох чинників

$$L = \frac{k_i x_i + \dots + k_n x_n}{k_i + \dots + k_n},$$

(7.1)

де L – середнє значення екологічного чинника за шкалою Дідуха, k – рясність за шкалою Браун-Бланке, x – бал для цього чинника за шкалою. Згідно з рекомендаціями А.Ю. Королюка [150] поправку на рясність не проводили. Оскільки шкали Я.П. Дідуха інтервальні, то як точка, найбільш близька до оптимуму цього виду рослини, використовували середину інтервалу.

Наведені на рис. 7.3 результати свідчать, що за сумарним екологічним режимом дані чотирьох типів лісових фітоценозів істотно розрізнялися. Ліси порядку *Pulsatillo-Pinetalia sylvestris* порівняно з іншими сухіші. Ці ліси і найбільш світлі. Тут середній бал режиму вологості лише 10,0, тоді як в інших синтаксонах він становить 13 – 14, а за освітленістю 9,2 проти 4 – 6 в інших угрупованнях. Найбільш багаті ґрунти характерні для синтаксону порядку *Fagetalia sylvaticae*: середній бал 7,5 порівняно з 4,3 – 5,6 в інших фітоценозах. Тому в кожному з типів фітоценозів еколого-ценотичні умови, що зіставляються, для формування трав'яно-чагарничкового ярусу виявляються неоднаковими.

Важливою особливістю флори Північного Сходу України, яка позначається на формуванні нижніх ярусів лісів цього регіону, є її чітко виявлений гетерогенний характер. Основу флори становлять бореальні види. У неї входять арктобореальні види, спадщина дніпровського зледеніння, а також центральноевропейські види рослин. Близькість степу зумовила впровадження у флору Північного Сходу України лучних і лучно-степових видів. На підставі такого комплексного флорогенезу екологічний оптимум рослин-ценозоутворювачів нижніх ярусів лісів Північного Сходу також виявляється помітно неоднаковим.

За детального аналізу екології й ценотичного статусу було виділено групу видів лісових трав і чагарничків, зокрема ті, що характерні для аналізованої групи фітоценозів. Для кожного з видів за шкалами Я.П. Дідуха оцінювали екологічний оптимум. Надалі екологічний оптимум видів був зіставлений з екологічною ситуацією у фітоценозах, що вивчалися, і розраховані відхилення від оптимуму (за модулем) для кожного з типів фітоценозів.

Для порядку Fagetalia sylvaticae класу Querceto-Fagetea із досліджуваних видів трав і чагарничків відхилення за модулем більше ніж на 2 бали шкал Дідуха виявлене лише у видів: *Oxycoccus palustris*, *Calamagrostis epigeios*, *Solidago virgaurea*, *Fragaria vesca*, *Rodococcum vitis-idaea*. Для інших видів відхилення не перевищувало одного балу відповідної шкали (табл. 7.1). На рис. 7.4 зіставлені умови фітоценозу з оптимумом двох видів: з найбільшими відхиленнями умов місця зростання від оптимуму цього виду в цьому типі фітоценозу *Oxycoccus palustris* (3,27) і *Actaea spicata* – із найменшим (0,33).

У союзі Quercion robori-petraeae класу Quercetea robori-petraeae з числа аналізованих потенційних ценозоутворювачів нижнього ярусу лісу відхилення за модулем більше ніж на 2 бали мали шість видів рослин (табл. 7.2). Найбільшим відхилення було в *Oxalis acetosella* (2,60), а найменшим – у *Vaccinium myrtillus* (0,77) (рис. 7.5). Потенційними ценозоутворювачами у

фітоценозах цього синтаксону могли бути 24 види трав і чагарничків. Серед них, крім *Vaccinium myrtillus*, були також *Calamagrostis arundinacea*, *Trientalis europaea*, *Solidago virgaurea*, *Fragaria vesca*.

Порядок *Fagetalia sylvaticae*

Клас *Quercetea robori-petraeae*

Порядок *Pulsatillo-Pinetalia sylvestris*

Порядок *Pinetalia*

Рис. 7.3. Екологічний режим у лісових фітоценозах Північного Сходу України. Hd – режим зволоження ґрунту; Nt – вміст азоту в ґрунті; Lc – режим освітленості. 1–2 – екологічний режим фітоценозу.

Аналіз потенційних ценозоутворювачів нижнього ярусу лісу в порядку *Pulsatillo-Pinetalia sylvestris* класу *Pulsatillo-Pinetea sylvestris* показав, що 17 видів з числа аналізованих мають відхилення від середнього оптимуму більше 2 балів трьох шкал (табл. 7.3). Найбільшим таке відхилення було в *Aegopodium podagraria* і *Oxycoccus palustris*. Воно становило 3,07 і 3,03 балів відповідно. У 13 видів їх екологічний оптимум відхилявся від екологічного середовища фітоценозів цього синтаксону менше ніж на 2 бали. У першу чергу це були *Calamagrostis epigeios* (0,60), *Solidago virgaurea* (1,03) і *Fragaria vesca* (1,20), тобто лучні світлолюбні рослини. На рис. 7.6 зіставлені умови місць проживання й екологічні оптимуми *Fragaria vesca* та *Calamagrostis epigeios*.

Oxycoccus palustris

Actaea spicata

Рис. 7.4. Зіставлення екологічних умов місцезростання й екологічного оптимуму для двох контрастних видів рослин у фітоценозі порядку *Fagetalia sylvaticae* (1 – екологічна позиція виду, 2 – типовий екологічний режим фітоценозу).

У фітоценозах порядку *Pinetalia* класу *Vaccinio-Piceetea* істотні відхилення більше 2 балів шкали від індивідуального оптимуму за вологістю ґрунту, вмістом азоту в ґрунті і освітленості, встановлено в 11 видів. Це такі

види, як *Oxalis acetosella* (відхилення 2,77 балу), *Pulmonaria obscura* (2,60), *Paris quadrifolia* (2,43) та ін. Найбільш сприятливим у фітоценозах цього порядку екологічне середовище було для *Vaccinium myrtillus* (0,93), *Calamagrostis arundinacea* (1,06), *Trientalis europaeum* (1,10) та ін. На рис. 7.7 наведені положення екологічного оптимуму *Oxalis acetosella* і *Vaccinium myrtillus* в зіставленні з екологічним середовищем фітоценозу.

Oxalis acetosella

Vaccinium myrtillus

Рис. 7.5. Зіставлення екологічних умов місцезростання й екологічного оптимуму для двох контрастних видів рослин у фітоценозі порядку *Quercion robori-petraeae* (1 – екологічна позиція виду, 2 – типовий екологічний режим фітоценозу).

Наведена генералізована картина можливостей групи трав і чагарничків, що виступає в якості ценозоутворювачів нижніх ярусів лісів Північного Сходу України, потребує уточнення у зв'язку з особливостями екологічних шкал. По-перше, слід враховувати, що рослини реагують не на сукупність чинників, виражену деяким середнім числом, а в першу чергу на чинник, який знаходиться в мінімумі або чинить на рослину різко виявлену стресову дію. По-друге, слід враховувати, що бали в шкалах, розроблених

Я.П. Дідухом, не є екологічно рівновеликими. Так, шкала вологості ґрунту розділена на 23 бали (ступені), і один бал складає тільки 4,3% загальної амплітуди цієї шкали, шкала вмісту в ґрунті азоту поділена на 11 балів, і в ній один бал становить вже 9,1% загальної її амплітуди, а шкала освітленості ділиться лише на 9 ступенів, і в ній кожен ступінь (бал) становить 11,1% цієї шкали. Таким чином, один бал шкали освітлення для рослини майже в три рази вагомійший, ніж один бал за шкалою вологості ґрунту.

Розгляд потенційних ценозоутворювачів нижнього ярусу лісів Північного Сходу України з урахуванням наведених вище міркувань дозволяє звузити кількість таких видів для кожного з чотирьох даних синтаксонів (табл. 7.1 – 7.4).

У порядку *Fagetalia sylvaticae* класу *Querceto-Fagetea* з потенційних ценозоутворювачів мають бути виключені *Calamagrostis epigeios* у зв'язку з несприятливим для нього режимом освітленості, а також *Oxycoccus palustris*, *Maianthemum bifolium* і *Fragaria vesca* через надмірно високий вміст азоту в ґрунті.

У союзі *Quercion robori-petraeae* класу *Quercetea robori-petraeae* режим освітленості несприятливий для *Galeobdolon luteum*, а нестача азоту в ґрунті – для *Aegopodium podagraria* і *Urtica dioica*.

У порядку *Pulsatillo-Pinetalia sylvestris* класу *Pulsatillo-Pinetea sylvestris* ґрунт занадто сухий для *Oxycoccus palustris*. Несприятлива вологість ґрунту в цьому синтаксоні і для *Actaea spicata*. У стресових умовах у фітоценозах цього синтаксону можуть виявлятися при несприятливому режимі освітлення *Oxalis acetosella*, *Polygonatum multiflorum* і *Aegopodium podagraria*.

Нарешті, у фітоценозах порядок *Pinetalia* класу *Vaccinio-Piceetea* азотний режим ґрунту несприятливий для *Pulmonaria obscura*, *Urtica dioica* і *Mercurialis perennis*. У цих фітоценозах критичною для *Galeobdolon luteum*, *Polygonatum multiflorum*, *Urtica dioica* і *Mercurialis perennis* може виявитися недостатня освітленість під наметом лісу.

Fragaria vesca

Calamagrostis epigeios

Рис. 7.6. Зіставлення екологічних умов місцезростання й екологічного оптимуму для двох контрастних видів рослин у фітоценозі порядку Pulsatillo-Pinetalia sylvestris (1 – екологічна позиція виду, 2 – типовий екологічний режим фітоценозу).

Oxalis acetosella

Vaccinium myrtillus

Рис. 7.7. Зіставлення екологічних умов місцезростання й екологічного оптимуму для двох контрастних видів рослин у фітоценозі порядку Pinetalia класу Vaccinio-Piceetea (1 – екологічна позиція виду, 2 – типовий екологічний режим фітоценозу).

Величина відхилень індивідуального екологічного оптимуму аналізованих видів рослин від екологічної ситуації, характерної для фітоценозів порядку *Fagetalia sylvaticae* класу *Querceto-Fagetea*, у балах шкали Я.П. Дідуха

Види рослин	Середні значення екологічних чинників у фітоценозі			
	Hd – вологість (13,6)	Nt – вміст азоту (7,5)	Lc – освітлення (4,1)	середнє відхилення за модулем
<i>Vaccinium myrtillus</i>	+1,6	+3,0	-1,4	2,00
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	+2,1	+3,5	-0,4	2,00
<i>Oxycoccus palustris</i>	-2,4	+4,5	-2,9	3,27
<i>Aegopodium podagraria</i>	+0,6	-0,5	+0,6	0,57
<i>Galeobdolon luteum</i>	+1,6	+1,5	+1,1	1,40
<i>Stellaria holostea</i>	+0,6	+0,5	-0,4	0,53
<i>Asarum europaeum</i>	+1,6	+1,0	+0,1	0,90
<i>Polygonatum multiflorum</i>	+1,1	+0,5	+1,1	0,90
<i>Carex pilosa</i>	+2,1	+1,5	+0,1	1,23
<i>Glechoma hederacea</i>	+1,1	0	-2,4	0,80
<i>Pulmonaria obscura</i>	+2,1	0	+0,1	0,73
<i>Lathyrus vernus</i>	+2,1	+1,5	+0,1	1,23
<i>Convallaria majalis</i>	+1,6	+2,5	-0,4	1,50
<i>Paris quadrifolia</i>	+1,6	0	+0,1	0,57
<i>Calamagrostis epigeios</i>	+2,1	+2,0	-3,4	2,50
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	+1,6	+2,5	-1,9	2,00
<i>Melica nutans</i>	+2,1	+3,0	+0,1	0,73
<i>Maianthemum bifolium</i>	+1,6	+3,5	-0,4	1,83
<i>Trientalis europaea</i>	+1,6	+3,0	-0,9	1,83
<i>Orthilia secunda</i>	+1,6	+3,5	+0,1	1,73
<i>Rubus saxatilis</i>	+1,6	+2,0	-0,9	1,50
<i>Urtica dioica</i>	+0,1	-0,5	-2,4	1,00
<i>Ajuga reptans</i>	+1,6	+1,0	-1,9	1,50
<i>Solidago virgaurea</i>	+2,1	+3,0	-2,9	2,67
<i>Fragaria vesca</i>	+2,1	+3,5	-2,9	2,83
<i>Actaea spicata</i>	+0,6	0	-0,4	0,33
<i>Mercurialis perennis</i>	+1,1	+0,5	+0,1	0,57
<i>Geranium sylvaticum</i>	+1,6	0	-1,9	1,17
<i>Oxalis acetosella</i>	+1,6	0	+1,1	0,90
<i>Equisetum sylvaticum</i>	+0,1	+2,5	+0,6	1,07

Примітка. Середнє відхилення за модулем визначали без урахування арифметичних знаків.

Таблиця 7.2

Величина відхилень індивідуального екологічного оптимуму аналізованих видів рослин від екологічної ситуації, характерної для фітоценозів союзу

Quercion robori-petraeae класу *Quercetea robori-petraeae*,

у балах шкали Я.П. Дідуха

Вид рослин	Середні значення екологічних чинників у фітоценозі			
	Hd – вологість (13,3)	Nt – вміст азоту (4,3)	Lc – освітлення (6,3)	середнє відхилення за модулем
<i>Vaccinium myrtillus</i>	+1,3	-0,2	+0,8	0,77
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	+1,8	+0,3	+1,8	1,30
<i>Oxycoccus palustris</i>	-2,7	+1,3	-0,7	1,57
<i>Aegopodium podagraria</i>	+0,3	-3,7	+2,8	2,27
<i>Galeobdolon luteum</i>	+1,3	-1,7	+3,3	2,10
<i>Stellaria holostea</i>	+1,3	-2,7	+1,8	1,93
<i>Asarum europaeum</i>	+1,3	-2,2	+2,3	1,93
<i>Polygonatum multiflorum</i>	+0,8	-2,7	+3,3	2,27
<i>Carex pilosa</i>	+1,8	-1,7	+2,3	1,93
<i>Glechoma hederacea</i>	+0,8	-3,2	-0,2	1,40
<i>Pulmonaria obscura</i>	+1,8	-3,2	+2,3	2,43
<i>Lathyrus vernus</i>	+1,8	-1,7	+2,3	1,93
<i>Convallaria majalis</i>	+1,3	-0,7	+1,8	1,27
<i>Paris quadrifolia</i>	+1,3	-3,2	+2,3	2,27
<i>Calamagrostis epigeios</i>	+1,8	-1,2	-1,2	1,40
<i>C. arundinacea</i>	+1,3	-0,7	+0,3	0,77
<i>Melica nutans</i>	+1,8	-0,2	+2,3	1,43
<i>Maianthemum bifolium</i>	+1,3	+0,3	+1,8	1,13
<i>Trientalis europaea</i>	+1,3	-0,2	+1,3	0,93
<i>Orthilia secunda</i>	+1,3	+0,3	+2,3	1,30
<i>Rubus saxatilis</i>	+1,3	-1,2	+1,3	1,27
<i>Urtica dioica</i>	-0,2	-3,7	-0,2	1,37
<i>Ajuga reptans</i>	+1,3	-2,2	+0,3	1,27
<i>Solidago virgaurea</i>	+1,8	-0,2	-0,7	0,90
<i>Fragaria vesca</i>	+1,8	+0,3	-0,7	0,93
<i>Actaea spicata</i>	+0,3	-3,2	+1,8	1,77
<i>Mercurialis perennis</i>	+0,8	-2,7	+2,3	1,93
<i>Geranium sylvaticum</i>	+1,3	-3,2	+0,3	1,60
<i>Oxalis acetosella</i>	+1,3	-3,2	+3,3	2,60
<i>Equisetum sylvaticum</i>	-0,2	-0,7	+2,8	1,23

Таблиця 7.3

Величина відхилень індивідуального екологічного оптимуму аналізованих видів рослин від екологічної ситуації, характерної для фітоценозів порядку

Pulsatillo-Pinetalia sylvestris класу *Pulsatillo-Pinetea sylvestris*,

у балах шкали Я.П. Дідуха

Вид рослин	Середні значення екологічних чинників у фітоценозі			
	Hd – вологість (10,0)	Nt – вміст азоту (5,7)	Lc – освітлення (7,4)	середнє відхилення за модулем
<i>Vaccinium myrtillus</i>	-2,0	+1,2	+1,9	1,70
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	-1,5	+1,7	+2,9	2,03
<i>Oxycoccus palustris</i>	-6,0	+2,7	+0,4	3,03
<i>Aegopodium podagraria</i>	-3,0	-2,3	+3,9	3,07
<i>Galeobdolon luteum</i>	-2,0	-0,3	+4,4	2,23
<i>Stellaria holostea</i>	-2,0	-1,3	+2,9	2,07
<i>Asarum europaeum</i>	-2,0	-0,8	+3,4	2,07
<i>Polygonatum multiflorum</i>	-2,5	-1,3	+4,4	2,73
<i>Carex pilosa</i>	-1,5	-0,3	+3,4	1,73
<i>Glechoma hederacea</i>	-2,5	-1,8	+0,9	1,73
<i>Pulmonaria obscura</i>	-1,5	-1,8	+3,4	2,23
<i>Lathyrus vernus</i>	-1,5	-0,3	+3,4	1,73
<i>Convallaria majalis</i>	-2,0	+0,7	+2,9	1,87
<i>Paris quadrifolia</i>	-2,0	-1,8	+3,4	2,40
<i>Calamagrostis epigeios</i>	-1,5	+0,2	-0,1	0,60
<i>C. arundinacea</i>	-2,0	+0,7	+1,4	1,37
<i>Melica nutans</i>	-1,5	+1,2	+3,4	2,03
<i>Maianthemum bifolium</i>	-2,0	+1,7	+2,9	2,20
<i>Trientalis europaea</i>	-2,0	+0,2	+2,4	1,87
<i>Orthilia secunda</i>	-2,0	+1,7	+3,4	2,37
<i>Rubus saxatilis</i>	-2,0	+0,2	+2,4	1,53
<i>Urtica dioica</i>	-3,5	-2,3	+0,9	2,23
<i>Ajuga reptans</i>	-2,0	-0,8	+1,4	1,40
<i>Solidago virgaurea</i>	-1,5	+1,2	+0,4	1,03
<i>Fragaria vesca</i>	-1,5	+1,7	+0,4	1,20
<i>Actaea spicata</i>	-3,0	-1,8	+2,9	2,57
<i>Mercurialis perennis</i>	-2,5	-1,3	+3,4	2,40
<i>Geranium sylvaticum</i>	-2,0	-1,8	+1,4	1,73
<i>Oxalis acetosella</i>	-2,0	-1,8	+4,4	2,73
<i>Equisetum sylvaticum</i>	-3,5	+0,7	+3,9	2,70

Таблиця 7.4

Величина відхилень індивідуального екологічного оптимуму аналізованих видів рослин від екологічної ситуації, характерної для фітоценозів порядку Pinetalia класу Vaccinio-Piceetea, у балах шкали Я.П. Дідуха

Вид рослин	Середні значення екологічних чинників у фітоценозі			
	Hd – вологість (14,3)	Nt – вміст азоту (4,3)	Lc – освітлення (5,8)	середнє відхилення за модулем
<i>Vaccinium myrtillus</i>	+2,3	-0,2	+0,3	0,93
<i>Rhodococcum vitis-idaea</i>	+2,8	+0,3	+1,3	1,47
<i>Oxycoccus palustris</i>	-1,7	+1,3	-1,2	1,40
<i>Aegopodium podagraria</i>	+1,3	-3,7	+2,3	2,43
<i>Galeobdolon luteum</i>	+2,3	-1,7	+2,8	2,22
<i>Stellaria holostea</i>	+2,3	-2,7	+1,3	2,10
<i>Asarum europaeum</i>	+2,3	-2,2	+1,8	2,10
<i>Polygonatum multiflorum</i>	+1,8	-2,7	+2,8	2,43
<i>Carex pilosa</i>	+2,8	-1,7	+1,8	2,10
<i>Glechoma hederacea</i>	+1,8	-3,2	-0,7	1,90
<i>Pulmonaria obscura</i>	+2,8	-3,2	+1,8	2,60
<i>Lathyrus vernus</i>	+2,8	-1,7	+1,8	2,10
<i>Convallaria majalis</i>	+2,3	-0,7	+1,3	1,43
<i>Paris quadrifolia</i>	+2,3	-3,2	+1,8	2,43
<i>Calamagrostis epigeios</i>	+2,8	-1,2	-1,7	1,90
<i>C. arundinacea</i>	+2,3	-0,7	+0,2	1,06
<i>Melica nutans</i>	+2,8	-0,2	+1,8	1,60
<i>Maianthemum bifolium</i>	+2,3	+0,3	+1,3	1,30
<i>Trientalis europaea</i>	+2,3	-0,2	+0,8	1,10
<i>Orthilia secunda</i>	+2,3	+0,3	+1,8	1,47
<i>Rubus saxatilis</i>	+2,3	-1,2	+0,8	1,43
<i>Urtica dioica</i>	+0,8	-3,7	-0,7	1,73
<i>Ajuga reptans</i>	+2,3	-2,2	-0,2	1,57
<i>Solidago virgaurea</i>	+2,8	-0,2	-1,2	1,40
<i>Fragaria vesca</i>	+2,8	+0,3	-1,2	1,43
<i>Actaea spicata</i>	+1,3	-3,2	+1,3	1,93
<i>Mercurialis perennis</i>	+1,8	-2,7	+1,8	2,10
<i>Geranium sylvaticum</i>	+2,3	-3,2	-0,2	1,90
<i>Oxalis acetosella</i>	+2,3	-3,2	+2,8	2,77
<i>Equisetum sylvaticum</i>	+0,8	-0,7	+2,3	1,27

Отже, формування живого надґрунтового покриву в лісах Північного Сходу України значною мірою контролюється біоекологічними характеристиками лісових трав і чагарничків та їх відповідністю до конкретних екологічних умов лісових екосистем. Стійкість популяцій евритопів при цьому буде вищою, ніж стенотопів. Значні корективи в цей процес вносять також міжвидові стосунки рослин і антропогенний вплив на лісові масиви регіону.

7.3. Потенційні екологічні оптимуми і реалізовані екологічні ніші в різних типах лісових екосистем на Північному Сході України

Керівні принципи екологічного аналізу рослинного покриву детально освітлені в роботах О.Л. Бельгарда [23, 24]. При цьому була розроблена робоча схема основних екоморф, якими О.Л. Бельгард називав адаптації (а водночас і вимогливість) фітокомпонентів (в першу чергу рослинних видів) до кожного із структурних елементів екотопу: до фітоценозу в цілому (ценоморфи), до клімату – клімаморфи, до умов освітлення – геліоморфи, до забезпечення теплом – термоморфи та до забезпечення вологою – гігроморфи.

Так з'явилася можливість порівнювати генетично детерміновані потреби (вимогливість) того чи іншого виду рослин із рівнем фактичного забезпечення цього виду основними екологічними чинниками в умовах того чи іншого місцезростання.

На території України лісові екосистеми розрізняються за багатьма параметрами у зв'язку з регіоном їх знаходження. А.П. Травлєєв і Н.А. Белова [333] наголошували, що «ліс є явище географічне». Порівняно з іншими регіонами України її північно-східна частина відрізняється підвищеною лісистістю. Ліси цього регіону, крім їх суто господарської цінності, мають велике екологічне значення як стабілізатори водного режиму та центри збереження біорізноманітності. Стійкість лісових фітоценозів визначається складом, структурою і функціонуванням усіх їх біологічних

структурних складових і, зокрема, надґрунтового трав'яно-чагарничкового ярусу, з яким пов'язане збереження насіння деревних лісоутворювальних видів, життєздатність і прогресивний розвиток їх сходів і дрібного підросту. Трансформації трав'яно-чагарничкового ярусу лісових фітоценозів, які виникають під дією певних чинників (глобальне потепління клімату, відновні сукцесії на природно-заповідних територіях різного рангу, рекреаційні й інші антропогенно обумовлені сукцесії і т. п.), неминуче позначаються на статусі лісоутворювальних деревних порід, а, отже, і на стані лісових екосистем у цілому.

Саме тому нами було поставлене завдання проаналізувати видовий склад трав'яно-чагарничкового ярусу основних лісових фітоценозів регіону на рівні класів рослинності та визначити індивідуальні екологічні оптимуми основних видів трав і чагарничків з метою прогнозування динаміки їх популяцій. При цьому ми керувалися теоретичним положенням Н.А. Белової і А.П. Травлєєва [22] про те, що «синтез просторового й часового аналізу дає можливість науково обґрунтовано з високою ймовірністю прогнозувати життєвість лісового біогеоценозу, вирішувати принципові питання лісогосподарських заходів, необхідність занесення до Червоної книги того чи іншого виду рослин не за кількісними показниками їх трапляння, а за типом популяції, прогнозувати подальші шляхи розвитку того чи іншого типу лісу, ендодинамічні сукцесії, генезис та еволюцію ґрунтового покриву». Реалізація цього завдання досить актуальна, оскільки останніми десятиліттями чітко виявлена дія на ліси регіону глобального потепління клімату й зміни типів користування лісами регіону.

Лісова рослинність північно-східної частини України вивчалася багатьма фахівцями й описана в низці монографій і значній кількості статей [71, 268, 316, 449 та ін.]. Літературні дані і матеріали досліджень автора показують, що відповідно до еколого-флористичної класифікації, в регіоні можна виділити шість класів лісової рослинності. Їх перелік наведено в табл. 7.5.

Різні синтаксони лісових фітоценозів при цьому займають не однакові площі і за цією ознакою можуть бути поділені на: а) центральні, такі, що мають значне поширення; б) маргінальні, що зустрічаються рідше і займають невеликі площі. До першої з цих груп рослинності належать: *Querceto-Fagetea Br.-Bl.*, 1937, *Vaccinio-Piceetea Br.-Bl.*, 1939 і *Pulsatillo-Pinetea sylvestris Oberdorfer*, 1992.

Особливості рослинності на рівні її класів описувалися в літературі неодноразово. Аналіз характерних (діагностичних) для кожного з класів видів рослин, що входять до складу трав'яно-чагарничкового ярусу, показав, що в різних авторів переліки цих видів не збігаються. Це відбувається відповідно до принципу регіоналізму [197]. Значною мірою впливає на такі розбіжності і суб'єктивізм синтаксономічних рішень, який виявляється не лише на рівні союзів і асоціацій, але навіть на рівні класів рослинності [45].

Для класифікації лісів запропоновано багато різних схем. В Україні велику перспективу має типологія природних лісів, розроблена О.Л. Бельгардом [23, 24].

Нині на Північному Сході України при класифікації лісових фітоценозів стає популярною система Браун-Бланке. Аналіз загальних монографій [439, 444] щодо еколого-флористичної класифікації, виконаних на Північному Сході України [62, 71, 133, 268, 316, 424 та ін.], дозволив провести ревізію складу характерних видів для шести класів рослинності, зареєстрованих у цьому регіоні. При цьому зі списку характерних видів були виключені види, які взагалі не трапляються в регіоні або є дуже рідкісними. Додані види рослин, характерні для лісових угруповань Північного Сходу України. Деревні рослини і кущі з аналізу були виключені. Результати ревізії представлені в табл. 7.5.

Для кожного з видів трьох центральних класів був оцінений їх індивідуальний екологічний оптимум за шістьма чинниками: 1 – освітленість, 2 – температура, 3 – континентальність, 4 – вологість, 5 – кислотність ґрунту, 6 – родючість ґрунту. В основу була покладена

точкова шкала (для оцінки використовується точка розташування виду в шкалі фактора (екологічний оптимум [212] Елленберга [414, 415], у якій режим вологості поділений на 12 ступенів, а інші екологічні режими – на дев'ять).

У зв'язку з тим, що шкала Елленберга не охоплює всіх потрібних видів і має багато пропусків в оцінці окремих режимів, вона була доповнена точковою шкалою Ландольта [440], у якій кількість видів більше й оцінка їх оптимуму є повнішою. У зв'язку з тим, що в шкалі Ландольта всі екологічні чинники поділені на п'ять ступенів, було проведено відповідне перетворення балів на 12 або 9 інтегральної оцінки екологічних режимів. Фітоіндикаційний етап дослідження був проведений на підставі рекомендацій, викладених у роботах А.Д. Булохова [39], Я.П. Дідуха і П.Г. Плюти [79], В.Д. Туровцева і В.С. Краснова [336], Н.М. Назаренко [211] та ін. Кожна зі шкал має свої особливості, пов'язані з кількістю шкал, на які розбивається певний екологічний фактор та регіон, який вони охоплюють.

Далі види кожного класу були згруповані за трьома найбільш важливими екологічними чинниками (температура, вологість ґрунту і континентальність) за їх екологічною схожістю. Були взяті для цього аналізу види, які характерні для широколистяних лісів Північного Сходу України. Виявилось, що в класі *Quercetea robori-petraeae* (рис. 7.8) з числа характерних для цього класу видів рослин є група видів, які мають екологічний оптимум 5, 6 і 7, тобто амплітуда індивідуальних екологічних оптимумів становить два рівні шкали Елленберга. За вологістю до групи характерних видів внесені види з оптимумом на рівні 3, 4, 5, 6 і 7.

У класі *Vaccinio-Piceetea* (рис. 7.9) широта екологічних амплітуд у групі характерних видів також значна і становить за вологістю – 4, за температурою – 2 і за континентальністю – 5 значень шкали.

Таблиця 7.5

Основні синтаксони лісових фітоценозів північно-східної частини України та їх характерні види рослин трав'яно-чагарничкового ярусу

№	Клас	Основні характерні види класу порядків і союзів, що входять до нього
Центральні синтаксони		
1	Querceto-Fagetea Br.-Bl., 1937.	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Anemoneides nemorosa</i> , <i>Brachypodium sylvaticum</i> , <i>Campanula trachelium</i> , <i>Carex digitata</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Epipactis helleborine</i> , <i>Hepatica nobilis</i> , <i>Lathyrus vernus</i> , <i>Lilium martagon</i> , <i>Melica nutans</i> , <i>Poa nemoralis</i> , <i>Polygonatum odoratum</i> , <i>Ranunculus auricomus</i> , <i>Scilla bifolia</i> , <i>Salvia glutinosa</i> , <i>Stellaria holostea</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Viola mirabilis</i> .
2	Vaccinio-Piceetea Br.-Bl., 1939.	<i>Convallaria majalis</i> , <i>Melampyrum pretense</i> , <i>Orthilia secunda</i> , <i>Ptilium crista-castrensis</i> , <i>Pyrola minor</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> .
3	Pulsatillo-Pinetea sylvestris Oberdorfer, 1992.	<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Carex ericetorum</i> , <i>Chelidonium majus</i> , <i>Chimaphila umbellata</i> , <i>Lamium purpureum</i> , <i>Melandrium album</i> , <i>Potentilla humifusa</i> , <i>Pulsatilla patens</i> , <i>Peucedanum oreoselinum</i> , <i>Scabiosa ochroleuca</i> , <i>Senecio borysthenticus</i> , <i>Sedum telephium</i> .
Маргінальні синтаксони		
4	Quercetea robori-petreae Br.-Bl. et Tx., 1963.	<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Carex brizoides</i> , <i>C. pilulifera</i> , <i>Hieracium murorum</i> , <i>Holcus molis</i> , <i>Molinia caerulea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> .
5	Salicetea purpureae Moor., 1958.	<i>Calystegia sepium</i> , <i>Humulus lupulis</i> , <i>Mentha arvensis</i> , <i>Phalaroides arundinacea</i> , <i>Rubus caesius</i> , <i>Stachys palustris</i> , <i>Symphytum officinale</i> , <i>Urtica dioica</i> .
6	Alnetea glutinosae Br. Bl. ex Tx., 1943.	<i>Carex elongata</i> , <i>Carex acutiformis</i> , <i>Dryopteris cristata</i> , <i>Lycopus europaeus</i> , <i>Solanum dulcamara</i> .

Рис. 7.8. Фітоіндикаційні показники видів рослин класу Querceto-Fagetea за трьома екологічними чинниками (Вид рослин: 1. *Aegopodium podagraria*, 2. *Anemoneides nemorosa*, 3. *Brachypodium sylvaticum*, 4. *Campanula trachelium*, 5. *Carex digitata*, 6. *Convallaria majalis*, 7. *Epipactis helleborine*, 8. *Hepatica nobilis*, 9. *Lathyrus vernus*, 10. *Lilium martagon*, 11. *Melica nutans*, 12. *Poa nemoralis*, 13. *Polygonatum odoratum*, 14. *Ranunculus auricomus*, 15. *Scilla bifolia*, 16. *Salvia glutinosa*, 17. *Stellaria holostea*, 18. *Viola reichenbachiana*, 19. *Viola mirabilis*).

Схожа картина виявлена й для характерних видів класу Pulsatillo-Pinetea (рис. 7.10). У цьому класі амплітуда індивідуального екологічного оптимуму досягала за вологістю три ступені шкали, за температурою – 2 і за континентальністю – 4 ступені шкали.

Відношення до цього чинника становить 4 ступені шкали. За континентальністю вона становить два ступені шкали.

Аналогічна картина була отримана й за іншими трьома аналізованими екологічними чинниками (освітленість, родючість ґрунту і кислотність ґрунту).

Рис. 7.9. Фітоіндикаційні показники видів рослин класу Vaccinio-Pinetea за трьома екологічними чинниками (Вид рослин: 1. *Convallaria majalis*, 2. *Melampyrum pratense*, 3. *Orthilia secunda*, 4. *Ptilium crista-castrensis*, 5. *Pyrola minor*, 6. *Pyrola rotundifolia*, 7. *Rubus saxatilis*, 8. *Trientalis europaea*, 9. *Vaccinium myrtillus*, 10. *Vaccinium uliginosum*, 11. *Vaccinium vitis-idaea*).

Отже, характерні види трав'яно-чагарничкового ярусу трьох центральних класів лісових екосистем на Північному Сході України істотно відрізняються за своїм індивідуальними екологічними оптимумами. Екологічно характерні види синтаксону – це збірна група. Ці дані узгоджуються з висновками І.В. Гончаренка і Я.П. Дідуха [60] про наявність досить широких амплітуд у синтаксонів нижчих рангів, що виділяються за системою Браун-Бланке.

Виявлена картина широких екологічних амплітуд у характерних видів вищих синтаксономічних одиниць у лісовій рослинності є з точки зору фітоценогенезу корисною адаптивною ознакою. При зміні загального фону ґрунтово-кліматичних умов лісові фітоценози зберігають свою цілісність завдяки зміні великої кількості і навіть флористичного складу в нижніх ярусах.

Рис. 7.10. Фітоіндикаційні показники видів рослин класу Pulsatillo-Pinetea за трьома екологічними чинниками (Вид рослин: 1. *Calamagrostis arundinacea*, 2. *Carex ericetorum*, 3. *Chelidonium majus*, 4. *Chimaphila umbellata*, 5. *Lamium purpureum*, 6. *Melandrium album*, 7. *Potentilla humifusa*, 8. *Pulsatilla patens*, 9. *Peucedanum oreoselinum*, 10. *Scabiosa ochroleuca*, 11. *Senecio borysthenicus*, 12. *Sedum telephium*).

Зміни рослинності внаслідок дії глобального потепління клімату стали виявлятися вже наприкінці ХХ століття. Так, Холекса [433] у Польщі порівняв геоботанічні описи для однієї й тієї самої території, виконані в 1960-х роках, з описами кінця 1990-х років і з'ясував, що одні групи видів істотно збільшилися, тоді як інші істотно зменшилися або повністю випали зі складу фітоценозів, що зіставлялися. Безумовно цей процес має і матиме загальнопланетарний характер. Очевидним його наслідком стане зміщення ботаніко-географічних зон, якому передуватимуть зміни складу фітоценозів. Такі зміни певною мірою можна прогнозувати на основі даних про індивідуальний екологічний оптимум видів рослин. Стосуватимуться такі зміни і складу фітоценозів і популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу

лісів Північного Сходу України. Можна очікувати, що в цьому ярусі зросте частка гідрофільних і термофільних видів рослин за відповідного зниження ролі у формуванні цього ярусу ксерофільних і бореальних видів.

У рослинних угрупованнях класу Querceto-Fagetea можна очікувати в першу чергу деградації популяцій таких видів, як *Polygonatum odoratum* і *Melica nutans*, які за шкалою температури і вологості мають оптимум на відмітках 5 та 3(4) відповідно, тоді як види *Scilla bifolia*, *Stellaria holostea*, *Campanula trachelium* в умовах потепління клімату й підвищення вологості з їх індивідуальним екологічним оптимумом відповідно на відмітках 7(6) і 6(7), тобто на 2–3 ступеня більше в більш прогрітих і вологих місцях проживання можуть посилити свою позицію (рис. 7.11).

Аналогічну картину можна очікувати й в інших класах рослинності. Наприклад, у рослинних угрупованнях класу Vaccinio-Pinetea. Характерні для цього класу види рослин однорідніші, але навіть в цьому класі *V. vitis-idaea*, *Pyrola minor*, екологічний оптимум яких припадає на порівняно холодні (ступені 3–4) і сухі (ступені 4–5), можуть помітно знизити свою роль в утворенні асоціацій, що входять до цього класу.

Навпаки, такі види, як *Rubus saxatilis*, *Vaccinium myrtillus*, *Trientalis europaea*, *Melampyrum pratense*, індивідуальні екологічні оптимуми яких припадають за шкалами температури і вологості на ступені 5 і 6–10 відповідно, беззаперечно, у нових умовах отримають перевагу (рис. 7.12).

У рослинних угрупованнях класу Pulsatillo-Pinetea можливі деградаційні процеси в популяціях таких видів, як *Pulsatilla patens*, *Lamium purpureum*, *Peucedanum oreoselinum*, екологічні оптимуми яких за шкалою температури відповідають ступеням 5–6, а за шкалою вологості ступеням 2–3.

Також можна прогнозувати посилення позиції популяцій *Scabiosa ochroleuca*, *Chelidonium majus*, *Melandrium album*, індивідуальні екологічні оптимуми яких відповідають за температурою ступеням 6–7, а за вологістю – ступеням 4–5 (рис. 7.13).

Scilla bifolia

Polygonatum odoratum

Рис. 7.11. Екологічний оптимум двох контрастних видів рослин класу Querceto-Fagetea. Позначення осей: 1 – освітлення; 2 – температура; 3 – континентальність; 4 – вологість; 5 – кислотність ґрунту; 6 – родючість ґрунту.

Rubus saxatilis

Trientalis europaea

Рис. 7.12. Екологічний оптимум двох контрастних видів рослин класу Vaccinio-Pinetea (умовні позначення – див. рис. 7.11).

Scabiosa ochroleuca

Pulsatilla patens

Рис. 7.13. Екологічний оптимум двох контрастних видів рослин класу Pulsatillo-Pinetea (умовні позначення – див. рис. 7.11).

У формуванні лісових екосистем на Північному Сході України провідну роль відіграють угруповання класів Querceto-Fagetea Br.-Bl., 1937, Vaccinio-Piceetea Br.-Bl., 1939 і Pulsatillo-Pinetea sylvestris Oberdorfer, 1992. Види рослин, які характерні для цих класів і входять до складу трав'яно-чагарничкового ярусу, відрізняються широкими екологічними амплітудами, що охоплюють не менше 3 – 5 ступенів шкал основних екологічних чинників. Глобальне потепління може призвести до виражених змін складу і структури популяцій рослин, що формують трав'яно-чагарничковий ярус лісових фітоценозів класів рослинності, характерних для Північного Сходу України.

РОЗДІЛ 8

ЗАКОНОМІРНОСТІ ОРГАНІЗАЦІЇ ПОПУЛЯЦІЙ ВЕГЕТАТИВНО-РУХОМИХ РОСЛИН В ЛІСАХ НА ПІВНІЧНОМУ СХОДІ УКРАЇНИ

8.1. Принципи дискретного опису онтогенезу рослин

Під структурою популяцій рослин розуміється співвідношення в ній особин (генет або рамет), що істотно відрізняються один від одного по ряду особливостей: розміром, календарним віком, онтогенетичним або життєвим станом, і тому подібне У вітчизняній літературі з середини минулого століття при аналізі популяцій найбільш значного поширення набув популяційно-онтогенетичний підхід, при якому особини усередині конкретної популяції підрозділяють на групи по їх онтогенетичному стану.

При цьому під повним онтогенезом рослини розуміють послідовність всіх етапів розвитку особини від діаспори до її природного відмирання після завершення репродуктивного циклу. Для зручності за пропозицією Т.А. Работнова [264] використовується система дискретного опису онтогенезу, при якому особини за їх онтогенетичним станом підрозділяються на ряд груп, які достатньо чітко відрізняються якісними морфологічними ознаками.

Якісні ознаки (діагнози) онтогенетичних станів насінних рослин достатньо універсальні і можуть бути використані при описі будь-яких видів насінних рослин, хоча для різних життєвих форм і різних видів рослин потрібна розробка індивідуальних «діагнозів» онтогенетичного стану особин.

Концепція дискретного опису онтогенезу виявилася дуже зручною для цілей популяційних досліджень. Онтогенетичні стани достатньо легко реєструються, особини одного онтогенетичного стану об'єднуються в одну групу, а при обробці матеріалу просто і швидко обчислюється співвідношення (у відсотках або в долях одиниці) в популяції рослин різного онтогенетичного стану.

У повному онтогенезі звичайно виділяють до 12 етапів. Деякі автори [429] вважають за доцільне у клонових рослин виділяти лише три етапи онтогенезу: ювенільний, репродуктивний і післярепродуктивний. Для узагальнених оцінок такий підхід цілком правомірний.

На підставі особистих польових геоботанічних описів за період 2004 – 2015 роки і літературних даних [105, 139, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 294, 334, 360, 397, 421] були діагностовано етапи онтогенезу для 32 досліджуваних видів вегетативно-рухливих рослин нижніх ярусів лісових екосистем Північного Сходу України.

Виявлено, що кількість вікових етапів онтогенезу була різною в залежності від життєвої форми рослини. Етапи онтогенезу досліджуваних видів зображені на рис. 8.1 – 8.32. В додатку Е наведений кольоровий варіант періодизації онтогенезу трав'янистих рослин, який розроблений та запропонований вперше.

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Рис. 8.1. Етапи онтогенезу *Actaea spicata*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Рис. 8.2. Етапи онтогенезу *Aegopodium podagraria*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.

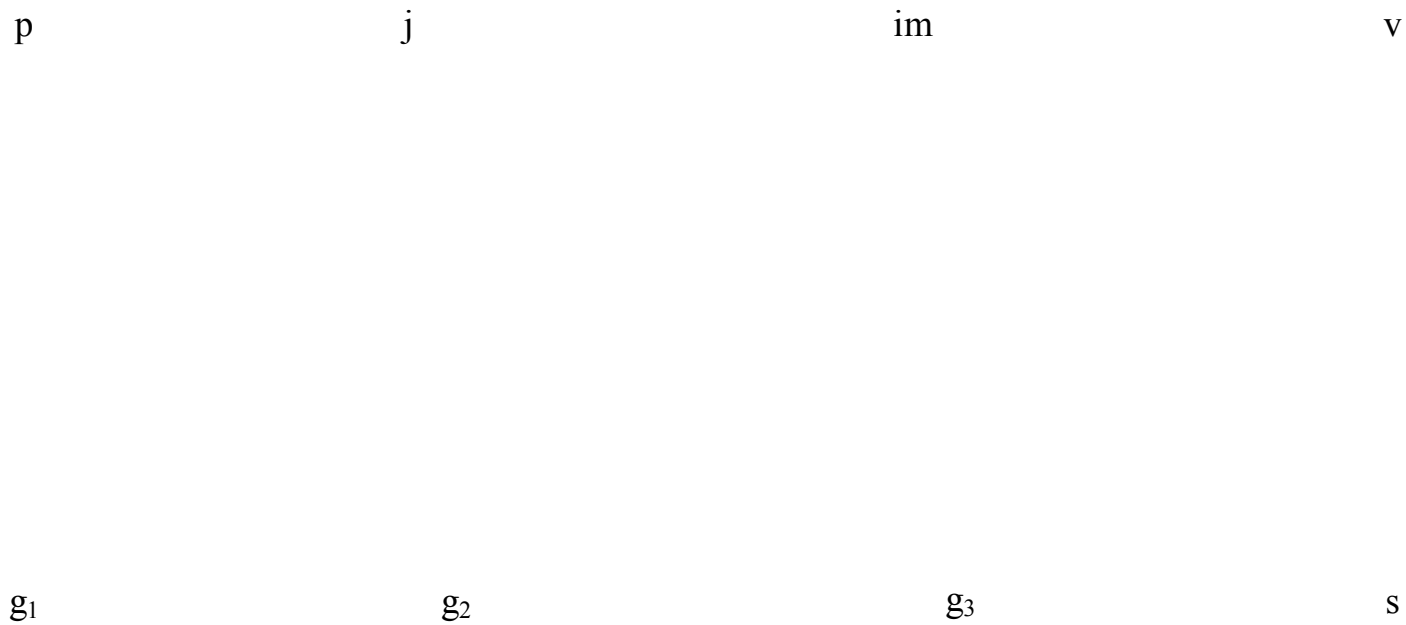


Рис. 8.3. Етапи онтогенезу *Ajuga reptans*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.

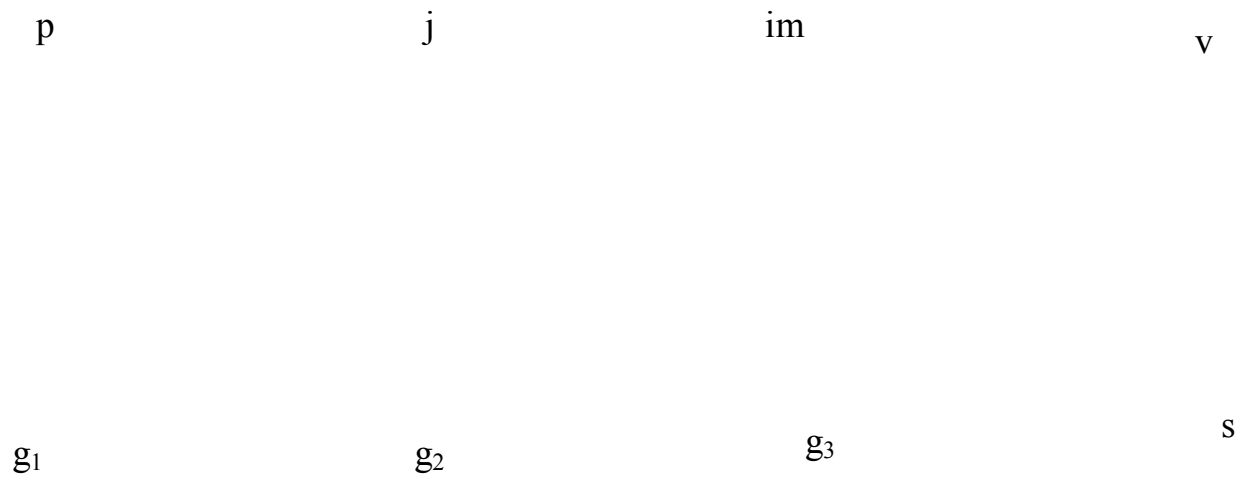


Рис. 8.4. Етапи онтогенезу *A. europaeum*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.

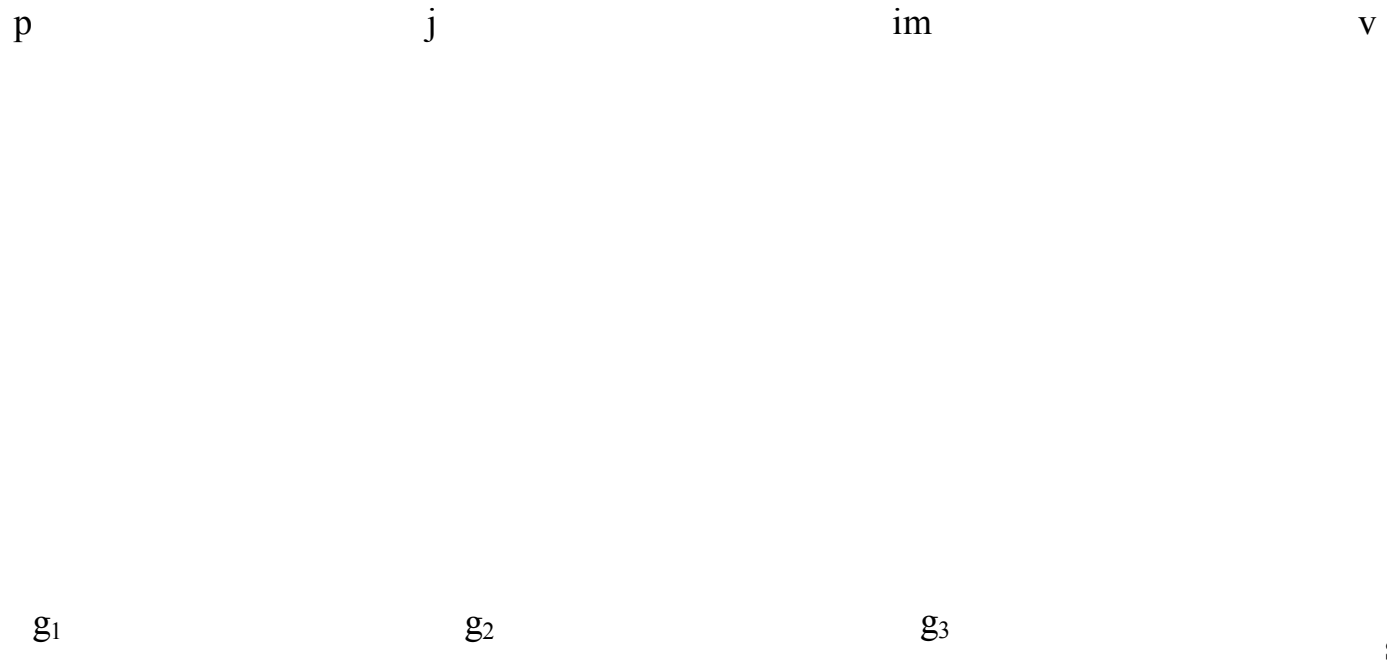


Рис. 8.5. Етапи онтогенезу *Betonica officinalis*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.

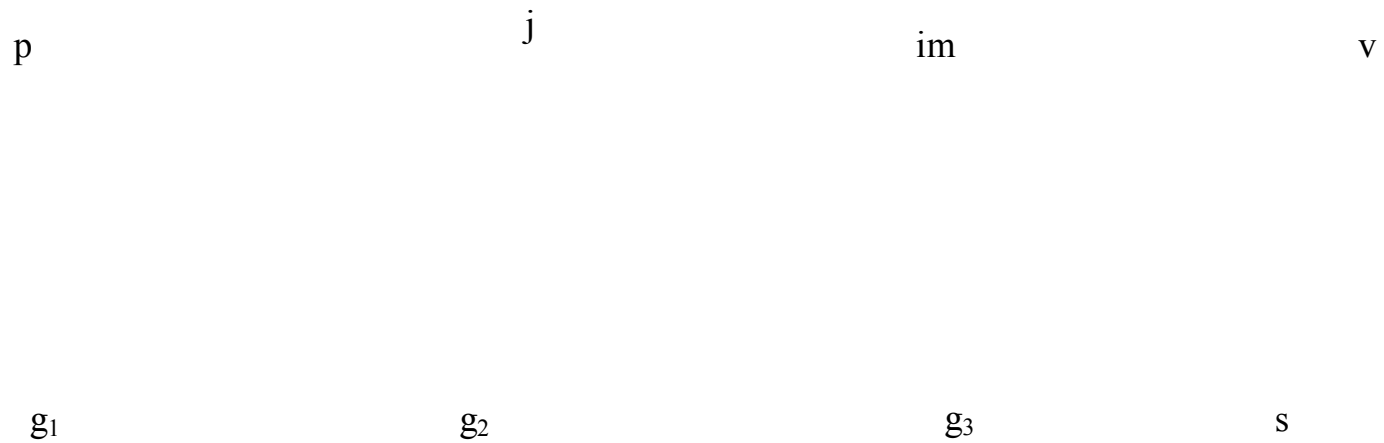


Рис. 8.7. Етапи онтогенезу *Calamagrostis epigeios*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; ss – субсенільна; s – сенільна рослина.

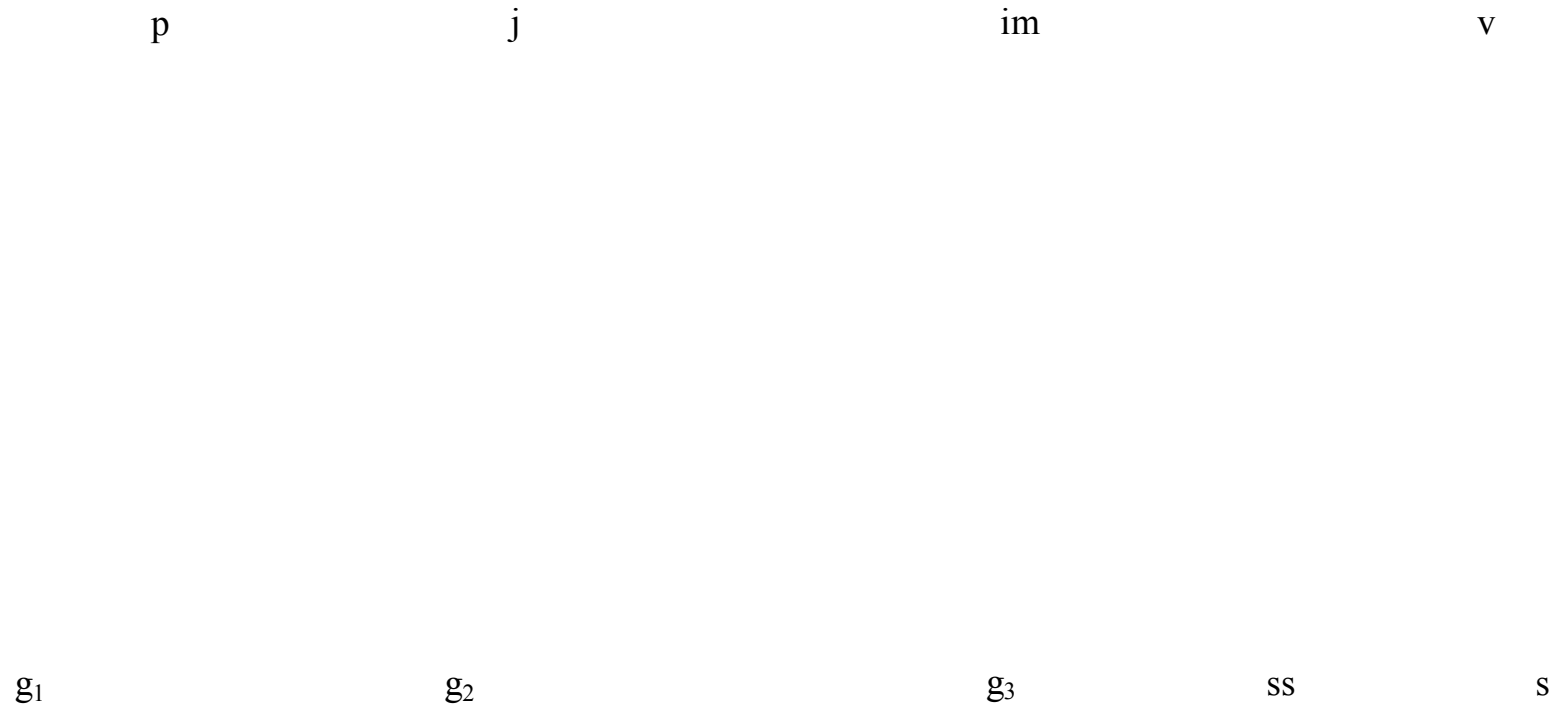


Рис. 8.8. Етапи онтогенезу *Calluna vulgaris*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; ss – субсенільна; s – сенільна рослина.

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Рис. 8.9. Етапи онтогенезу *Carex pilosa*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.

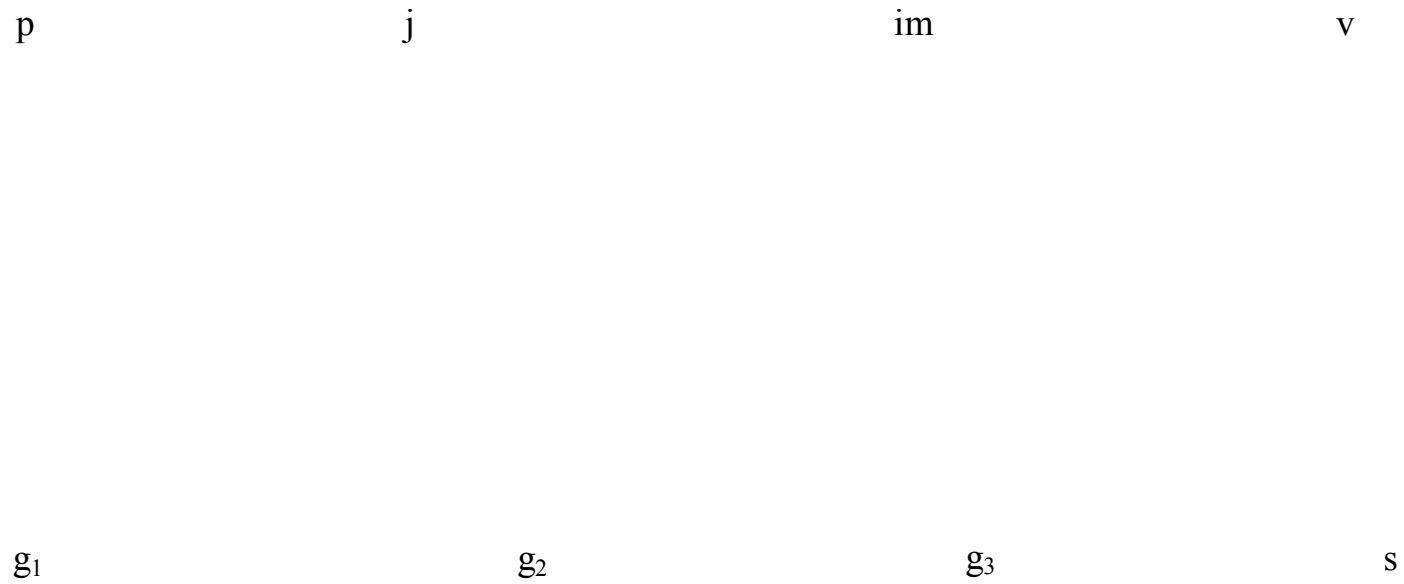


Рис. 8.10. Етапи онтогенезу *Convallaria majalis*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.



Рис. 8.11. Етапи онтогенезу *Equisetum sylvaticum*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.



Рис. 8.12. Етапи онтогенезу *Fragaria vesca*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.

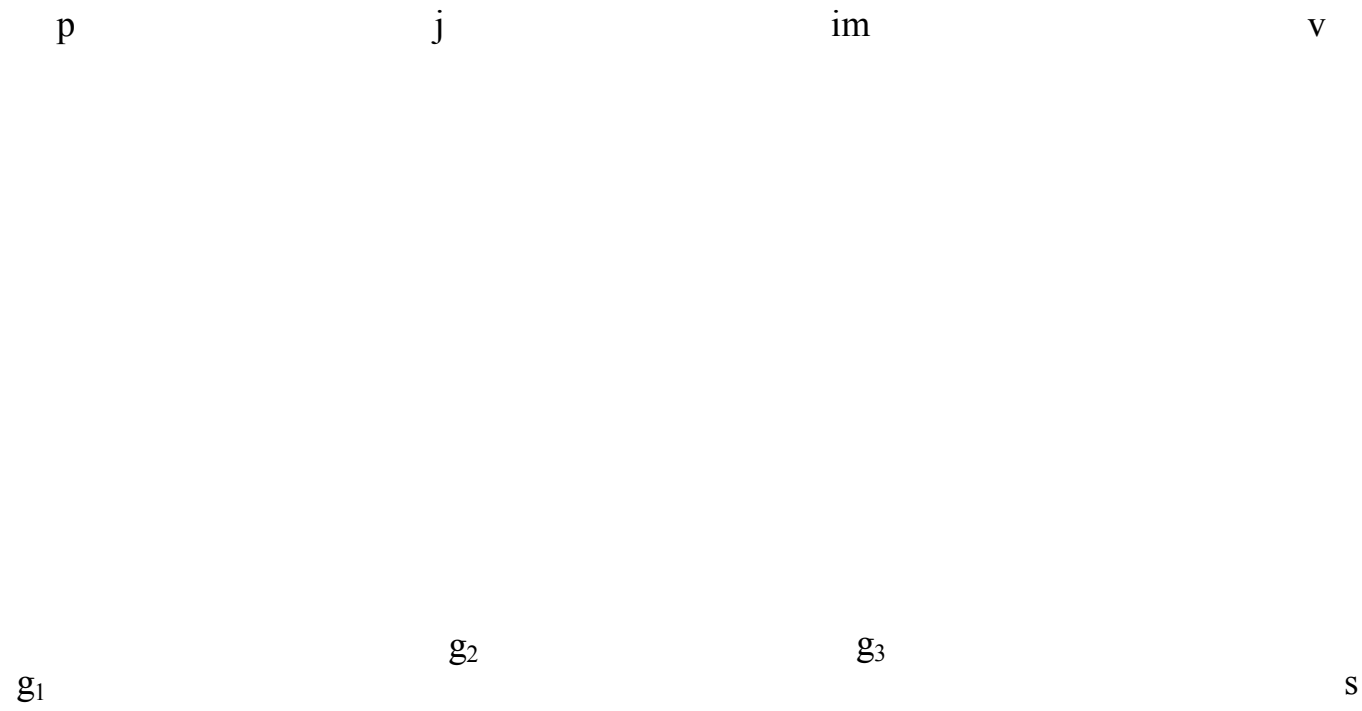


Рис. 8.13. Етапи онтогенезу *Galeobdolon luteum*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; ss – субсенільна; s – сенільна рослина.

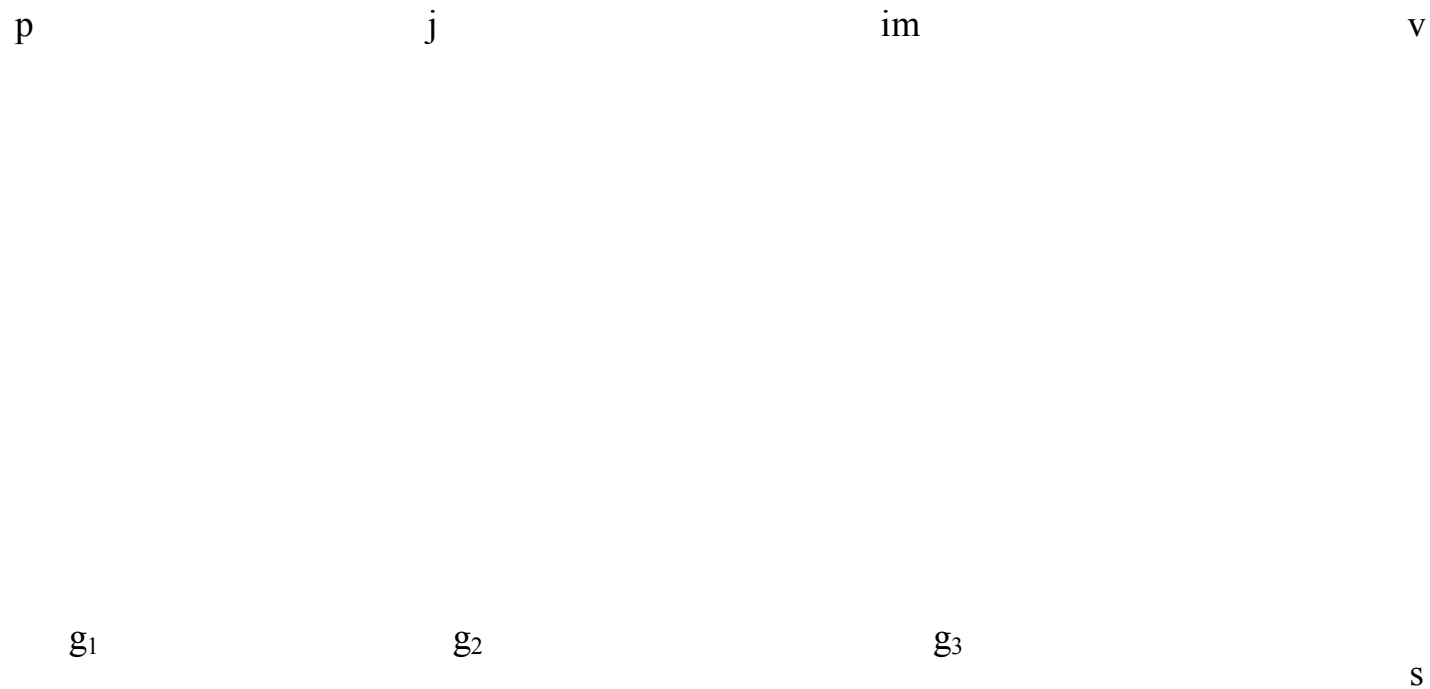


Рис. 8.14. Етапи онтогенезу *Geranium sylvaticum*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.

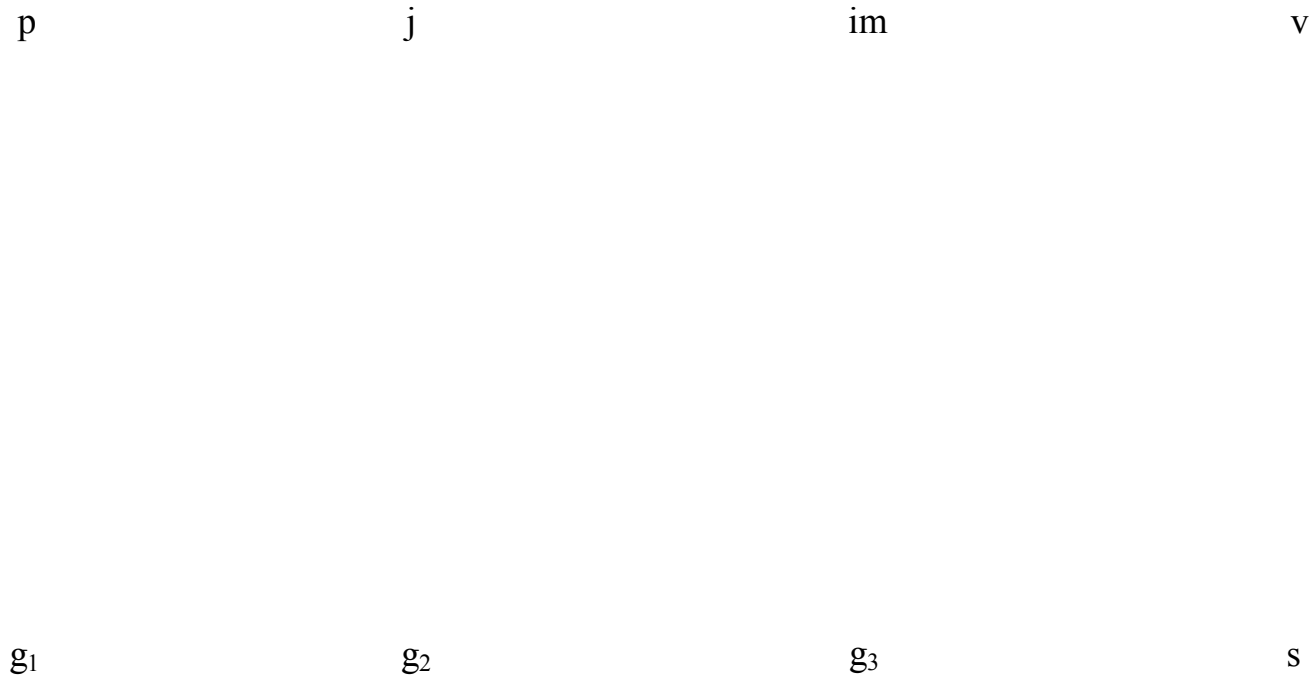


Рис. 8.15. Етапи онтогенезу *Glechoma hederacea*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.

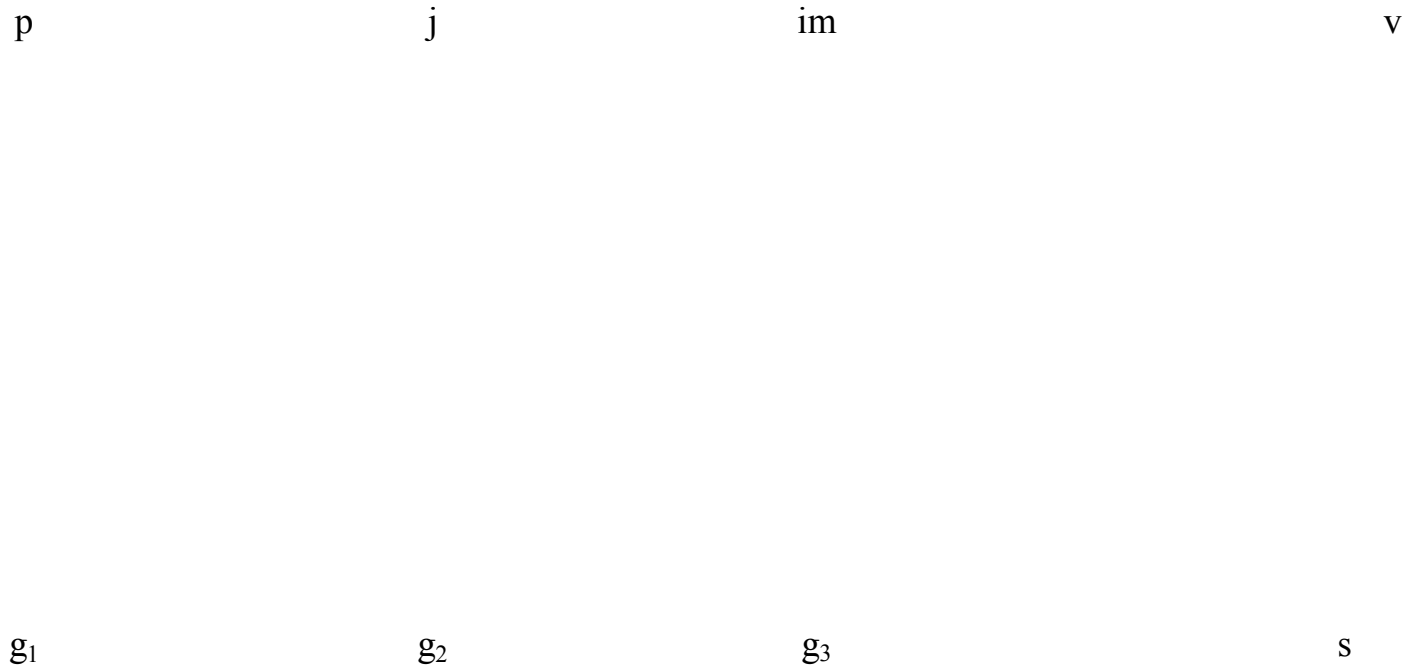


Рис. 8.17. Етапи онтогенезу *Maianthemum bifolium*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.

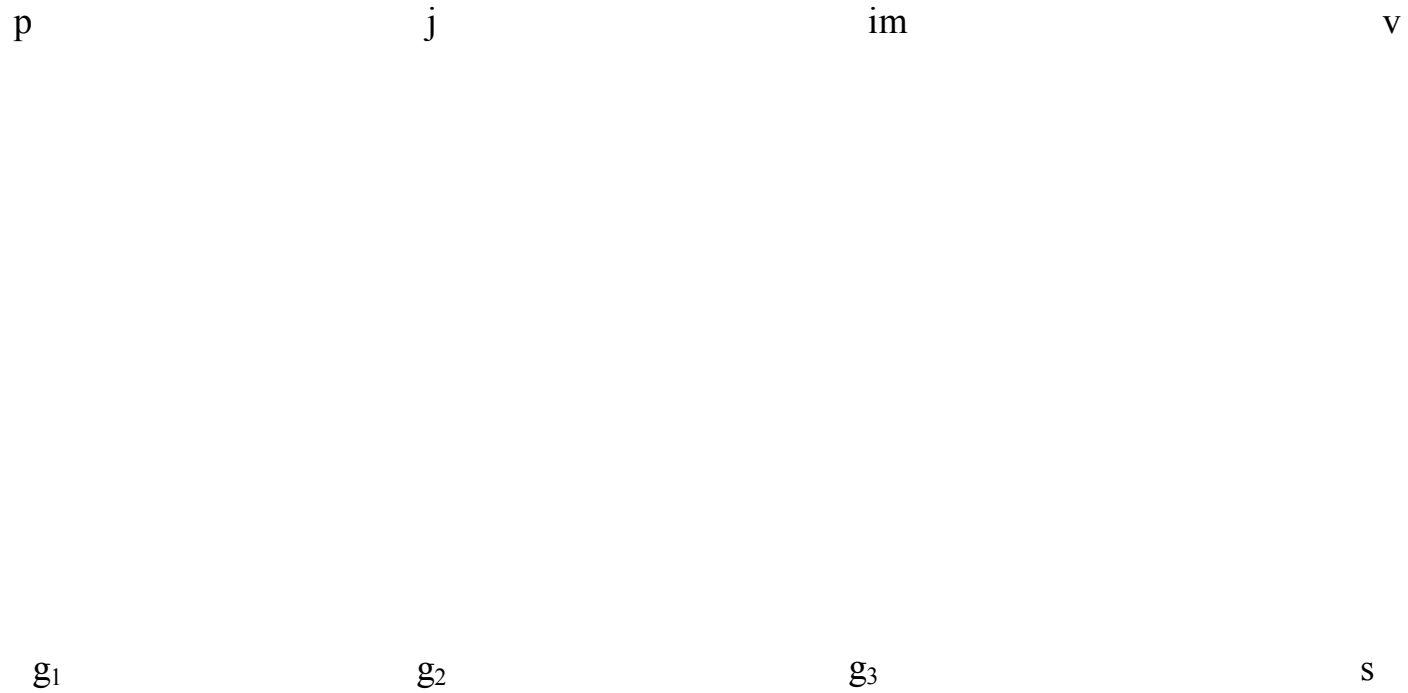


Рис. 8.18. Етапи онтогенезу *Melica nutans*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; ss – субсенільна; s – сенільна рослина.

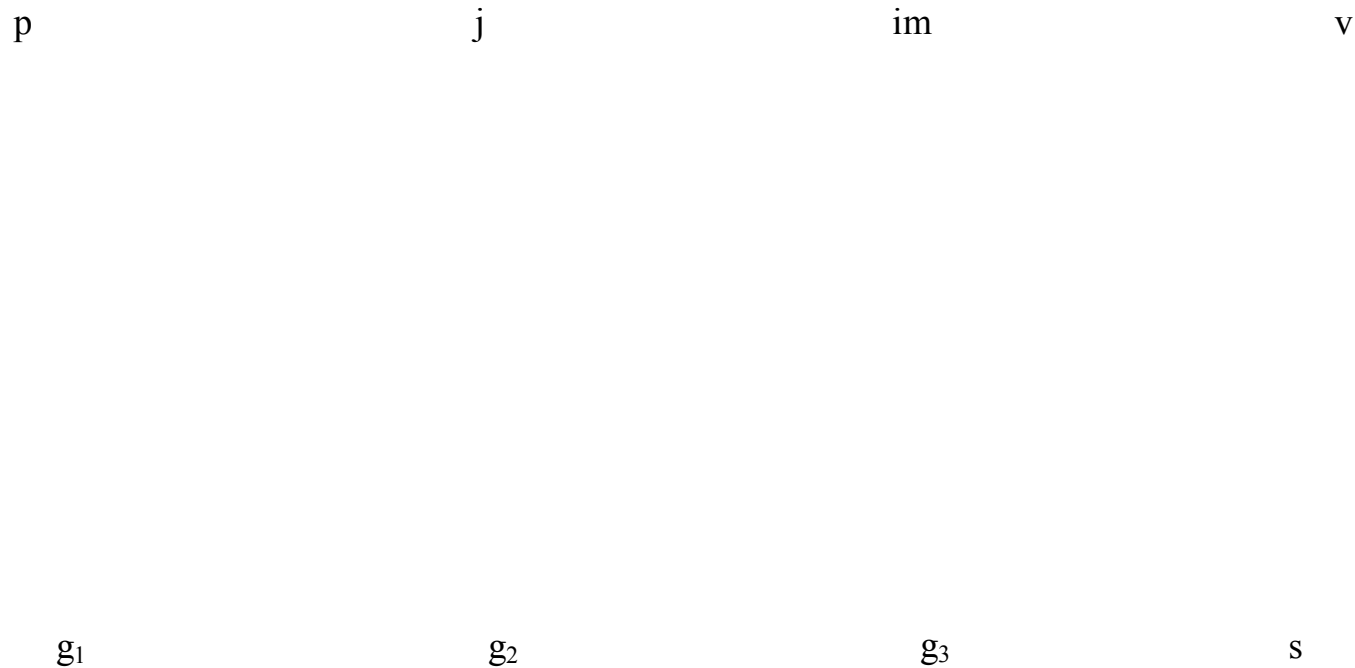


Рис. 8.20. Етапи онтогенезу *Orthilia secunda* (= *Pyrola secunda*): p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.

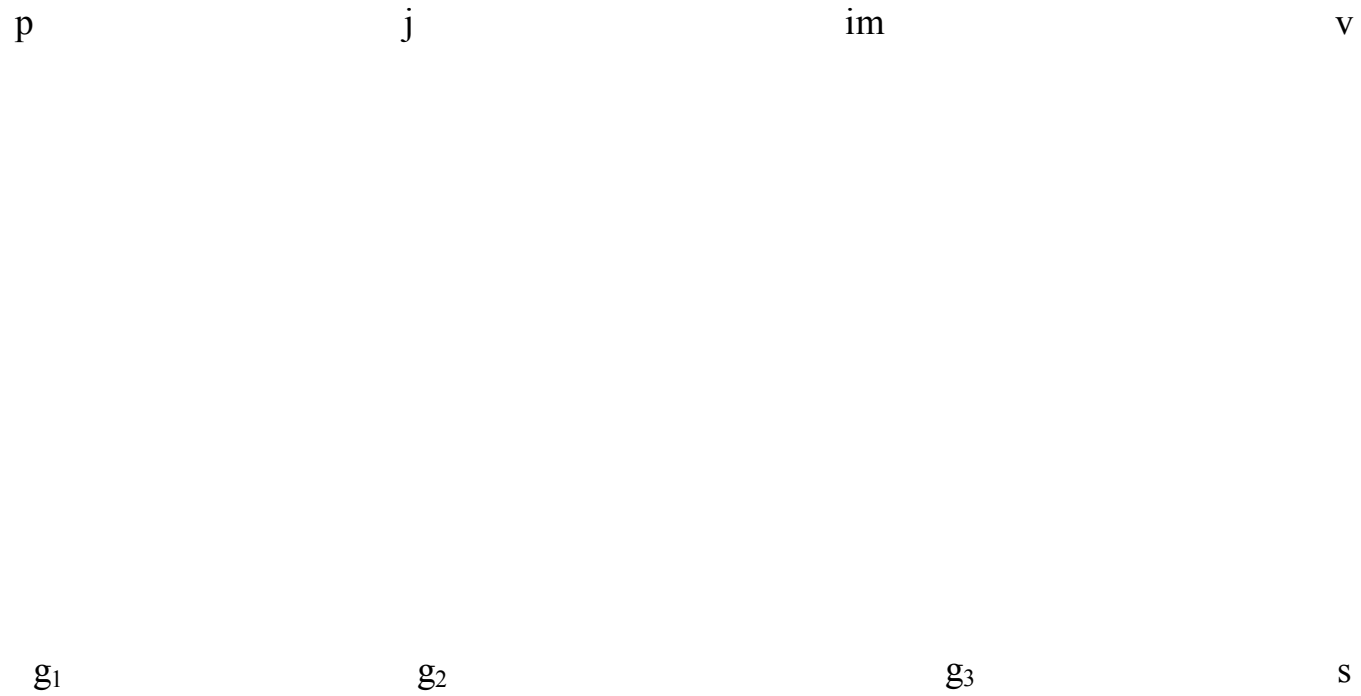


Рис. 8.21. Етапи онтогенезу *Oxalis acetosella*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Рис. 8.22. Етапи онтогенезу *Paris quadrifolia*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молод^а генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Рис. 8.23. Етапи онтогенезу *Polygonatum multiflorum* p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; ss – субсенільна; s – сенільна рослина.

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Рис. 8.24. Етапи онтогенезу *Pulmonaria obscura*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.

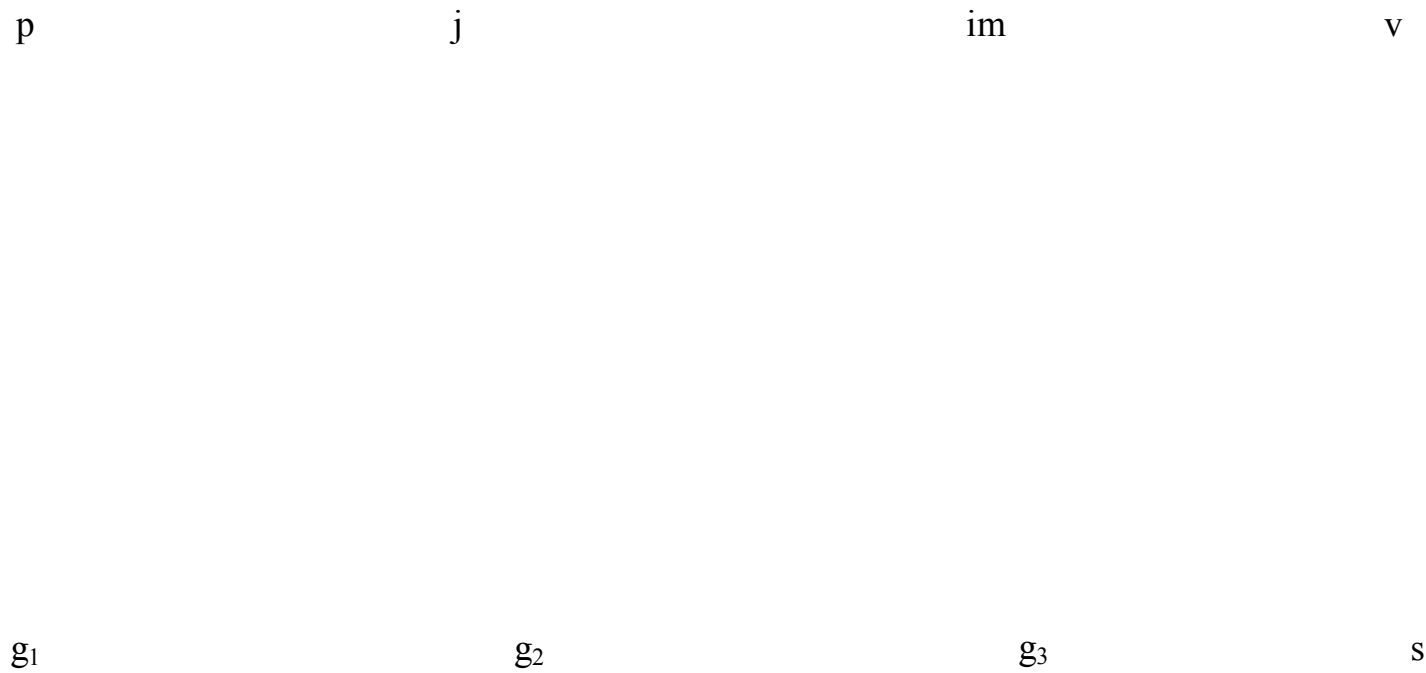


Рис. 8.25. Етапи онтогенезу *Rubus saxatilis*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.

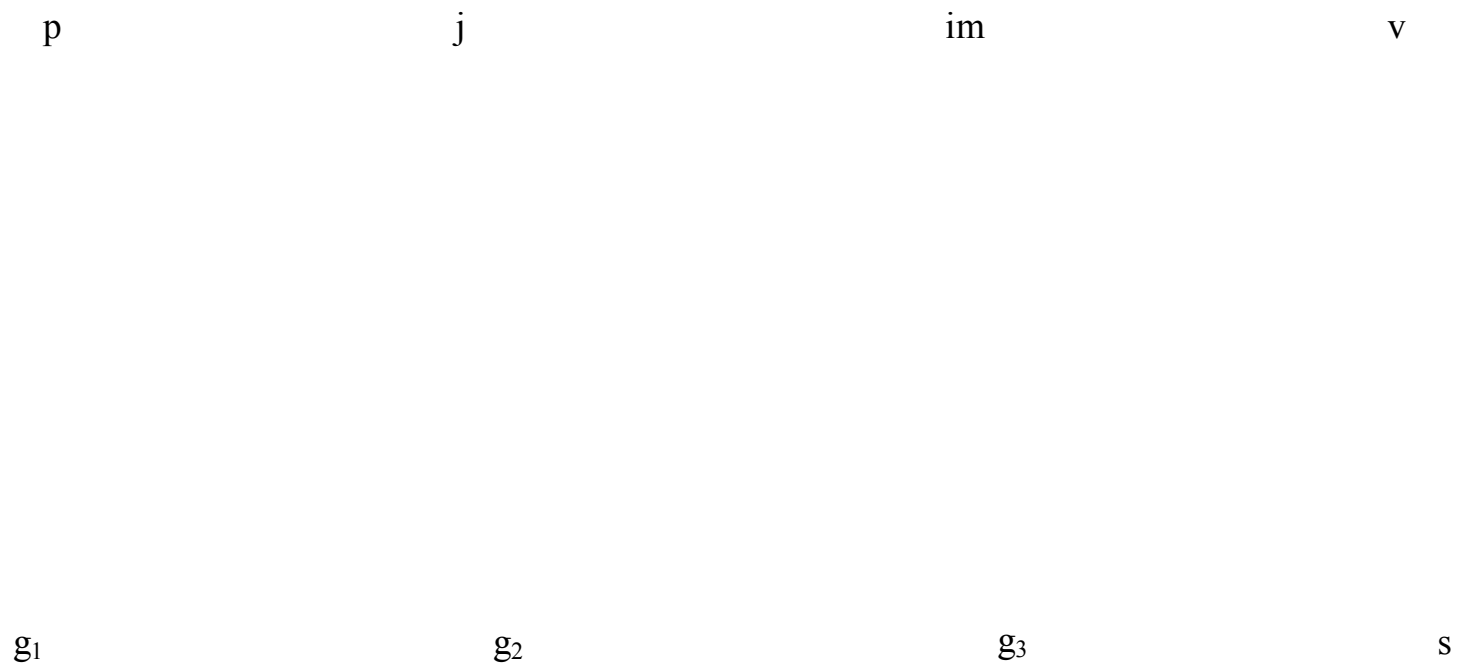


Рис. 8.26. Етапи онтогенезу *Solidago virgaurea* (= *S. vulgaris*): p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Рис. 8.27. Етапи онтогенезу *Stachys sylvatica*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Рис. 8.29. Етапи онтогенезу *Trientalis europaea*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина.

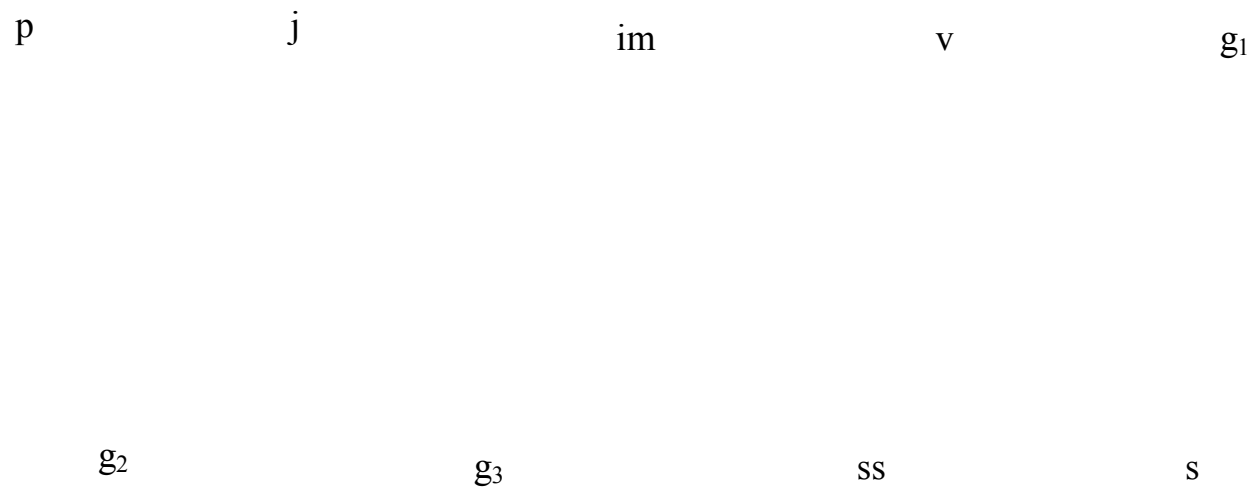


Рис. 8.31. Етапи онтогенезу *Vaccinium vitis-idaea*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; ss – субсенільна; s – сенільна рослина.

8.2. Онтогенетична структура популяцій

8.2.1. Принципи побудови й інтегральної оцінки онтогенетичної структури популяцій у вегетативно-рухомих рослин

Уявлення про онтогенетичні (вікові) стани рослин базується на розумінні того, що в ході індивідуального життя вони зазнають змін, які відбиваються на їхніх морфологічних особливостях і фізіологічних властивостях. Такі онтогенетичні стани є мірилом біологічної віковості і тривають паралельно з наростанням абсолютного віку, але часто не збігаються з ним. Оскільки різні особини в популяції з'являються в різний час, а темпи їх онтогенетичного росту і розвитку неоднакові, кожна популяція складається з визначеного набору особин, які знаходяться в різному онтогенетичному стані і складають її онтогенетичний спектр [139].

Такі спектри зазвичай поділяють на кілька основних категорій.

1. **Лівосторонній спектр** – відрізняється переважанням догенеративних особин, що відображає наявність сприятливих умов для відновлювального процесу. Оскільки цей процес не постійний за роками, то такі спектри дуже динамічні. Лівосторонні спектри також властиві популяціям, які щойно почали впроваджуватись в певний фітоценоз.

2. **Центрований спектр** – характеризується високою часткою генеративних особин. Він властивий багаторічникам із простим онтогенезом, а також у випадках, коли відновлювальний процес слабо виявлений, а період перебування особин у сенільному стані короткий. Центровані спектри характерні для популяцій зі стійким статусом в даному угрупованні.

3. **Бімодальний спектр** – має два піки, зазвичай у передгенеративній і сенільній частинах спектру. Він притаманний видам рослин з активним відновлюванням і тривалим сенільним періодом. Характерний для багатьох злаків та осок.

4. **Правосторонній спектр** – відзначається високою часткою в популяції сенільних рослин. Він характерний для видів із тривалим періодом

старіння при послабленні відновлювального процесу. Правосторонні спектри відзначаються також у популяціях, які «випадають» з даного фітоценозу.

Також онтогенетичні спектри можуть бути повночленими, з наявністю в них представників усіх вікових станів, і неповночленими, коли особини певного вікового стану в популяції відсутні. Конкретні вікові спектри можуть відповідати базовим (характерним) або відрізнятися від них.

У цілому, онтогенетичний склад популяцій є їхньою важливою характеристикою. Він розкриває особливості перебігу великого та малого життєвого циклу рослин, певною мірою вказує на особливості розмноження рослин у певних умовах, а також відображає історію даного виду рослин в угрупованні.

На підставі власних польових даних виконаний дискретний опис онтогенезу модельних видів трав'яно-чагарничкового ярусу. Для вивчення онтогенетичних спектрів популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу нами була проведена оцінка онтогенетичного стану більше 30 тисячі особин (парціальних кущів) в різних лісових фітоценозах. Така репрезентативна вибірка дозволила статистично достовірно оцінити онтогенетичні спектри й, встановити особливості онтогенетичної структури популяцій.

З метою інтегральної оцінки онтогенетичного стану популяцій досліджуваних видів використовувалися індекси: *Index innovation* – I_{inn} . (індекс відновлювання) та *Index senilis* – I_{sen} . (індекс старіння) (формули в розділі 5).

Крім того, був розроблений *Index aetas* – I_{aet} . (індекс загальної віковості популяцій) у вигляді відношення *Index senilis* до *Index innovation* даної популяції:

$$I_{aet} = I_{sen} / I_{inn}, \quad (8.1)$$

Популяції в середньому стані їх віковості матимуть I_{aet} рівний 1,0. Процеси старіння переважають при I_{aet} більше 1,0, і, відповідно, I_{aet} менше 1,0 характерний для молодих популяцій.

Для порівняльної оцінки рівня генеративності особин у популяціях був застосований *Index generative* – I_{gen} . (індекс генеративності) популяції (формула в розділі 5). Цей індекс характеризує частку в популяції рослин, які знаходяться в генеративному стані.

8.2.2. Трансформація онтогенетичної структури популяцій під впливом екологічних і фітоценотичних факторів

Онтогенетичні спектри лісових трав і чагарничків відрізнялись індивідуальними особливостями і змінювались в різних типах лісових фітоценозів. Розглянемо їх на прикладі групи видів, характерних для типових лісових екосистем Північного Сходу України.

Asarum europaeum. Вивчення онтогенетичних спектрів популяцій *A. europaeum* було здійснене на підставі вибірки з більше ніж 3 тисяч парціальних кущів і проведене в трьох субформаціях: *Querceta roboris*, *Pineta sylvestris*, *Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)*.

Результати аналізу онтогенетичного стану парціальних кущів у популяціях *A. europaeum* наведені на рис. 8.33 і в табл. 8.1. Популяція в субформації *Querceta roboris* була повночленною, а в субформаціях *Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)* та *Pineta sylvestris* – неповночленими з випаданням з них проростків та ювенільних рослин. Сенільні кущі були відсутні. Популяція *A. europaeum* в субформації *Pineta sylvestris* була лівосторонньою з піком чисельності на передгенеративних парціальних кущах. Це наймолодша популяція з трьох проаналізованих: у неї найвищий *Index innovation* при найнижчому значенні *Index senilis*. *Index aetas* наймолодшої популяції – 0,14, а *Index generative* – 45,0%. Популяція *A. europaeum* в субформації *Querceta roboris* була більш зрілою. *Index aetas* тут 0,19, віковий спектр лівосторонній з піком на парціальних кущах g_1 . *Index generative* цієї популяції вищий і досягає 55,4%.

Рис. 8.33. Онтогенетичний спектр популяцій *A. europaeum* в субформаціях: I – *Querceta roboris*; II – *Pineta sylvestris*; III – *Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)*.

Таблиця 8.1

Онтогенетичні індекси оцінки популяцій *Asarum europaeum*

Субформації	I_{inn}	I_{sen}	I_{gen}	I_{aet}
I. <i>Querceta roboris</i>	43,4±3,17	8,1±0,45	55,4±2,77	0,19±0,009
II. <i>Pineta sylvestris</i>	53,2±4,66	7,4±0,37	45,0±2,45	0,14±0,003
III. <i>Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)</i>	17,6±1,88	41,3±1,65	68,5±2,25	2,35±0,117

Є підстави вважати, що популяції *A. europaeum* з високими значеннями Index innovation (субформації I і II) будуть прогресивно розвиватися в досліджуваній групі фітоценозів.

У популяції з субформації *Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)* Index aetas значно більший за одиницю і дорівнює 2,35. У найстарішій популяції віковий спектр центрований з піком на генеративних парціальних кущах. Природно, що в такій популяції високий Index generative, який становить 68,5%. Це популяція *A. europaeum*, яка існує найдовше в кленово-дубових лісах регіону. Такі популяції, можливо, характерні для фітоценозів,

близьких до клімаксового стану. Так, у лісах Алтаю популяції *A. europaeum* були нормального типу з переважанням генеративних особин. Такі популяції виявлялися стабільними, у них активно відбувалося і вегетативне, і насінневе розмноження [381]. Як і у випадку з яглицею, віковість популяції *A. europaeum* пов'язана з історією лісових угруповань регіону. Так, за даними Є.В. Шестакової та ін. [368], у березняках популяції *A. europaeum*, як правило, повночленні з переважанням у них передгенеративних і післягенеративних парціальних кущів.

***Aegopodium podagraria*.** Вивчення онтогенетичних спектрів популяцій *A. podagraria* було здійснене на підставі вибірки з більше ніж 2 тисяч парціальних кущів і проведене в трьох субформаціях: *Querceta roboris*, *Pineta sylvestris*, *Acereto (platanoiditis)* – *Querceta (roboris)*.

Через чітке переважання вегетативного розмноження сходи *A. podagraria* не були зареєстровані. Парціальні кущі яглиці швидко переходять зі стану g_3 до стану s . Віргінільні особини, які довго не переходять до цвітіння і плодоносіння, О.В. Смірнова [308] пропонувала вважати генеративними. Ми такі особини розглядали як віргінільні, що мають затримку в розвитку і, можливо, у деяких випадках безпосередньо переходять в старіючі.

Результати аналізу онтогенетичного стану парціальних кущів у популяціях *A. podagraria* подані на рис. 8.34 і в табл. 8.2. В усіх трьох субформаціях популяції яглиці були неповночленними. В субформаціях *Pineta sylvestris* і *Acereto (platanoiditis)* – *Querceta (roboris)* вони мають лівосторонні вікові спектри з піком на передгенеративних парціальних кущах. Обидві ці популяції мали знижені значення *Index senilis* й підвищені для *Index innovation*. Це в поєднанні з *Index aetas* рівним 0,30 дозволяє їх розглядати як молоді, на початковому етапі закріплення в цих фітоценозах. Відповідно до цього в названих популяціях невисокий *Index generative*.

Рис. 8.34. Онтогенетичний спектр популяцій *A. podagraria* у вивчених субформаціях: I – *Querceta roboris*; II – *Pineta sylvestris*; III – *Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)*.

Таблиця 8.2

Онтогенетичні індекси оцінки популяцій *Aegopodium podagraria*

Субформації	I_{inn}	I_{sen}	I_{gen}	I_{aet}
I. <i>Querceta roboris</i>	29,6±2,32	28,9±1,04	63,8±2,19	0,98±0,012
II. <i>Pineta sylvestris</i>	57,5±3,87	17,0±0,87	35,0±1,13	0,30±0,011
III. <i>Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)</i>	46,7±2,35	13,8±0,61	45,4±1,65	0,30±0,013

На відміну від попередніх, в субформації *Querceta roboris* онтогенетичний спектр був центрованим з піком на парціальних кущах g_2 . Значення Index aetas в цій популяції *A. podagraria* наближається до одиниці, що дозволяє розглядати її як більш зрілу, порівняно з популяціями в субформаціях I і III. У цій популяції найвищий для *A. podagraria* Index generative, що становить 63,8%. Досить висока пластичність онтогенетичних спектрів *A. podagraria* зазначалась М.Г. Баштовим та В.М. Дубоносом [19], які показали, що в листяних лісах в популяціях переважають генеративні особини. Однак у разі рекреаційних навантажень пік чисельності особин швидко зміщується на післягенеративні рослини.

В усіх популяціях *A. podagraria* частка старіючих особин була невеликою і перебувала в діапазоні 3,6 – 12,6%. Це також підтверджує, що заселення популяціями яглиці сосново-дубово-березових лісів відбувалося в недалекому минулому і пов'язане з особливостями господарського використання цих лісів. Не дивлячись на те, що *A. podagraria* погано росте на бідних і кислих ґрунтах [100], в цілому, умови лісових екосистем на Північному Сході України для неї сприятливі.

***Stellaria holostea*.** Вивчали онтогенетичні спектри популяцій *S. holostea* на підставі вибірки у трьох лісових субформаціях (близько 4 тисяч парціальних кущів): Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris), Betuleta pendulae, Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris).

На обстеженій території проростки і ювенільні рослини *S. holostea* не виявлені, субсенільні парціальні кущі не виділялися. Результати аналізу онтогенетичного стану парціальних кущів у популяціях *S. holostea* подані на рис. 8.35 і в табл. 8.3. Було встановлено, що дві з розглянутих популяцій (в субформаціях Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris) і Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris) є молодими: їхні Index aetas становлять 0,73 і 0,32. Третя популяція із субформації Betuleta pendulae – стара з Index aetas 3,56.

В обох молодих популяціях онтогенетичні спектри центровані з піком у наймолодшій субформації III на передгенеративних вікових станах, а в дещо більш зрілій – на віковому стані g₂. Частка сенільних рослин у цих популяціях низька, знаходиться на рівні 5 – 6%.

У старій популяції із субформації II віковий спектр також мономодальний, центрований з піком на віковому стані g₃. Частка сенільних рослин у цій популяції приблизно в три рази більша, ніж у молодих. Index generative популяцій зірочника дорівнює від 48,9 до 67,0%.

Рис. 8.35. Онтогенетичний спектр популяцій *S. holostea* у вивчених субформаціях: I – Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris); II – Betuleta pendulae; III – Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris).

Таблиця 8.3

Онтогенетичні індекси оцінки популяцій *Stellaria holostea*

Субформації	I _{inn}	I _{sen}	I _{gen}	I _{aet}
I. Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)	28,9±1,21	21,0±0,76	65,4±2,27	0,73±0,033
II. Betuleta pendulae	14,5±0,92	51,6±1,58	67,0±1,35	3,56±0,040
III. Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris)	47,3±2,23	14,9±0,75	48,9±1,11	0,32±0,012

Carex pilosa. Вивчення онтогенетических спектрів популяцій *C. pilosa* здійснене на підставі вибірки з більше ніж 3 тисяч парціальних кущів і проведене в трьох субформаціях: Betuleta pendulae, Querceta roboris, Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris).

Проростки жодного разу не були виявлені, а субсенільні парціальні кущі не були зареєстровані. Результати аналізу онтогенетичного стану парціальних кущів у популяціях *C. pilosa* подані в табл. 8.36 і на рис. 8.4. Усі три вивчені популяції *C. pilosa* виявилися неповночленими: у них були відсутні проростки і часто ювенільні рослини.

Центрованість – це загальна особливість онтогенетичних спектрів *C. pilosa* в усіх трьох субформаціях. Пік чисельності парціальних кущів припадає на віковий стан g_2 . Це нормальні популяції. Для всіх трьох популяцій характерна висока віковість (Index aetas більший за одиницю і лежить в діапазоні від 1,08 до 2,16).

Таблиця 8.4

Онтогенетичні індекси оцінки популяцій *Carex pilosa*

Субформації	I_{inn}	I_{sen}	I_{gen}	I_{aet}
I. <i>Betuleta pendulae</i>	18,8±1,54	40,7±1,35	67,9±2,39	2,16±0,042
II. <i>Querceta roboris</i>	25,3±1,96	27,2±0,87	66,5±2,25	1,08±0,026
III. <i>Tilieta (cordatae) – Querceta (roboris)</i>	27,2±1,48	30,7±1,01	62,9±1,92	1,13±0,007

Рис. 8.36. Онтогенетичний спектр популяцій *C. pilosa* у вивчених субформаціях: I – *Betuleta pendulae*; II – *Querceta roboris*; III – *Tilieta (cordatae) – Querceta (roboris)*.

На відміну від широколистяних лісів центральної Росії, де за О.В. Смірною [304], популяції *C. pilosa*, як правило, неповночленні нормальні з переважанням особин догенеративного стану, у лісах регіону в популяціях осоки переважають особини генеративного стану: їхня частка в

популяціях становить не менше ніж 60%. Серед вивчених популяцій ця частка мало відрізняється.

Використовуючи Index aetas популяцій *C. pilosa*, їх можна ранжувати за зростанням віковості в наступний ряд: субформація II – субформація III – субформація I. Наймолодші популяції осоки в лісах *Querceta roboris*, а найстаріші – у лісах *Betuleta pendulae*. В усіх вивчених лісах стан популяцій *C. pilosa* можна вважати стійким. Розмножується осока в цих лісах в основному вегетативно.

***Vaccinium vitis-idaea*.** Онтогенетичні спектри популяцій *V. vitis-idaea* вивчали на підставі вибірки з близько 4 тисяч парціальних кущів в трьох лісових групах асоціацій: *Pineta (sylvestris) moliniosa (caeruleae)*, *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*, *Pineta (sylvestris) hylocomiosa*.

На обстеженій території не зареєстровані проростки та ювенільні рослини *V. vitis-idaea*, а також сенільні парціальні кущі. Результати аналізу онтогенетичного стану парціальних кущів у популяціях *V. vitis-idaea* подані в табл. 8.5 і на рис. 8.37. Усі популяції брусниці є неповночленними, мономодальними, але піки вікових спектрів знаходилися в різній зоні через неоднаковий вік популяцій *V. vitis-idaea*. У порядку зростання значень Index aetas популяцій, вони утворювали ряд: група асоціацій *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)* – група асоціацій *Pineta (sylvestris) moliniosa (caeruleae)* – група асоціацій *Pineta (sylvestris) hylocomiosa*.

Для найбільш низьковікової популяції з групи асоціацій *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)* (I_{aet} дорівнює 0,21) був характерний лівосторонній віковий спектр із піком на віргінільних парціальних кущах. У популяціях з груп асоціацій *Pineta (sylvestris) moliniosa (caeruleae)* онтогенетичний спектр був центрований з піком на молодих генеративних парціальних кущах, а у найстарішій популяції з групи асоціацій *Pineta (sylvestris) hylocomiosa* (I_{aet} дорівнює 2,37) онтогенетичний спектр був також центрованим, але з піком вже на віковому стані g_2 . Про зміни

структури популяцій брусниці через сукцесійно-вікові зміни деревостану раніше вже йшлося в літературі [42].

Таблиця 8.5

Онтогенетичні індекси оцінки популяцій *Vaccinium vitis-idaea*

Групи асоціацій	I_{inn}	I_{sen}	I_{gen}	I_{aet}
1. <i>Pineta (sylvestris) moliniosa (caeruleae)</i>	35,4±2,17	28,6±1,03	57,4±1,87	0,81±0,012
2. <i>Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)</i>	50,4±3,52	10,5±0,55	50,4±1,52	0,21±0,010
3. <i>Pineta (sylvestris) hylocomiosa</i>	16,8±1,84	39,8±0,99	65,0±2,12	2,37±0,091

Рис. 8.37. Онтогенетичний спектр популяцій *V. vitis-idaea* у вивчених групах асоціацій: I – *Pineta (sylvestris) moliniosa (caeruleae)*; II – *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*; III – *Pineta (sylvestris) hylocomiosa*.

З онтогенетичним складом популяцій *V. vitis-idaea* був пов'язаний Index generative: він був найнижчим у наймолодшій популяції і підвищувався зі збільшенням віковості. Зазвичай із сосняками пов'язаний оптимум плодоношення брусниці [140], що відображає підвищену частку генеративних особин у популяції *V. vitis-idaea*.

У цілому, онтогенетичний склад популяцій *V. vitis-idaea* змінювався залежно від типу лісу. Хоча в клімаксових угрупованнях, як зазначалося в дослідженнях у південній Карелії [233], онтогенетичний склад популяцій у різних місцезростаннях стабільний при середньому віці парціальних кущів 2,2 – 2,9 роки.

Для порівняння в основних типах лісу південної тайги, за даними Н.Ю. Чиркової і Т.Л. Єгошиної [356], у брусниці базовий онтогенетичний спектр неповночленний, має два піки – максимуми припадають на віргінільні і субсенільні особини (рис. 8.38). Для всіх ценопопуляцій основним способом самопідтримки є вегетативне відновлення. Більшість досліджених ценопопуляцій можна було класифікувати як молоді, лише деякі характеризуються як перехідні. Для цих ценопопуляцій були характерні найвищі значення *Index senilis*.

***Vaccinium myrtillus*.** Онтогенетичні спектри популяцій *V. myrtillus* вивчали на підставі вибірки з близько 4 тисяч парціальних кущів в трьох лісових групах асоціацій: *Pineta (sylvestris) hylocomiosa*, *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*, *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*.

Проростки *V. myrtillus* на обстеженій території не були зареєстровані. Ця характерна для чорниці риса властива їй і в інших частинах ареалу. Вона пов'язана з поїданням ягід чорниці тваринами лісових екосистем і відсутністю у *V. myrtillus* ґрунтового банку насіння [478]. Та й збережені життєздатні насінини чорниці не проростають у темряві, вимагаючи до того ж тривалої холодної стратифікації [180]. У разі теплої зими з холодною весною значно знижується плодоношення *V. myrtillus* [464].

Результати аналізу онтогенетичного стану парціальних кущів у популяціях *V. myrtillus* наведені на рис. 8.39 і в табл. 8.6. У різних фітоценозах віковий спектр популяцій чорниці неоднаковий. Для групи асоціацій *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*, *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)* були властиві популяції *V. myrtillus* з низькими значеннями *Index aetas* в 0,52 – 0,53. Вони мали онтогенетичні спектри

мономодальні, лівосторонні з піком на віргінільних особинах. В усіх цих молодих популяціях були зареєстровані ювенільні парціальні кущі в кількості 5 – 6%.

Рис. 8.38. Базовий онтогенетичний спектр *Vaccinium vitis-idaea* у Кіровській області [356].

Дві популяції чорниці з групи асоціацій *Pineta (sylvestris) hylocomiosa* виявилися досить старими. Їхній Index aetas дорівнював 1,44. Значення Index senilis було вищим, ніж значення Index innovation популяцій.

Найвищий Index innovation був зареєстрований у популяції *V. myrtillus* в групі асоціації *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*, що відповідає твердженню Б. Мошинської [447] про те, що екологічний оптимум чорниці лежить у лісах із молінією.

Плодоносять парціальні кущі 4 – 7-го літнього віку. Усі три популяції *V. myrtillus* при різній їх віковості мали подібні значення Index generative, які знаходяться на рівні 42,2 – 52,8%. Це пояснювалося тим, що в усіх популяціях *V. myrtillus* переважали генеративні парціальні кущі. Для порівняння слід зазначити, що в тайговій зоні в популяціях чорниці, як правило, переважають ювенільні та віргінільні особини.

Рис. 8.39. Онтогенетичний спектр популяцій *V. myrtillus* у вивчених групах асоціацій: I – *Pineta (sylvestris) hylocomiosa*; II – *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*; III – *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*.

Таблиця 8.6

Онтогенетичні індекси оцінки популяцій *Vaccinium myrtillus*

Групи асоціацій	I_{inn}	I_{sen}	I_{gen}	I_{aet}
1. <i>Pineta (sylvestris) hylocomiosa</i>	30,7±2,05	44,3±1,16	42,2±1,11	1,44±0,022
2. <i>Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)</i>	44,1±2,52	22,8±0,94	47,9±1,39	0,52±0,013
3. <i>Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)</i>	40,1±1,97	21,4±0,97	52,8±1,64	0,53±0,004

У разі антропогенних навантажень на ліс у популяціях *V. myrtillus* знижується кількість генеративних парціальних кущів у два рази і кущі стають дрібнішими [14]. У Карпатах ценопопуляції чорниці переважно нормального типу, одновершинні з піком на віргінільних особинах. За антропогенних навантажень у популяціях пік з віргінільних особин зміщувався на сенільні. У цих умовах зростала роль вегетативного розмноження. В альпійському поясі Карпат популяції молоді, неповночленні, генеративне розмноження майже відсутнє [300]. У південно-тайгових лісах

близько 50% парціальних кущів у популяціях чорниці знаходяться в передгенеративному стані. Під впливом випасання онтогенетичний склад популяцій чорниці змінюється [350]. Онтогенетичний склад популяцій *V. myrtillus* взагалі дуже пластичний. Це зумовлює те, що навіть на північній межі ареалу популяції досить стійкі, хоча в них переважають вегетативні й сенільні рослини [74]. З цих зіставлень бачимо, що популяції чорниці в лісових екосистемах мають певну специфіку.

***Calluna vulgaris*.** Вивчення онтогенетичних спектрів популяцій було здійснене на підставі вибірки з більше ніж 2 тисяч парціальних кущів і проведене в трьох субформаціях: Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris), Pineta sylvestris, Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris).

Субсенільні парціальні кущі не були зареєстровані. Проростки *C. vulgaris* на обстеженій території жодного разу не були виявлені. Результати аналізу онтогенетичного стану парціальних кущів у популяціях *C. vulgaris* подані в табл. 8.7 і на рис. 8.40. Популяції *C. vulgaris* були однаково неповночленними, але відрізнялися за характером вікових спектрів.

Наймолодшою (Index aetas популяції дорівнював лише 0,10), була популяція *C. vulgaris* в субформації Pineta sylvestris. Пік чисельності парціальних кущів припадав на передгенеративні рослини. Онтогенетичний спектр був лівостороннім. Цій популяції вересу були властиві високі значення Index innovation (49,2%) за дуже низького значення Index senilis (4,8%).

Дві популяції *C. vulgaris* із субформацій Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) і Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris) виявилися дуже подібними між собою. Їхні онтогенетичні спектри були центрованими і з найбільшою чисельністю особин вікових станів g_2 і g_3 . Index aetas становив 1,60 і 1,71 відповідно.

Цікаво, що в усіх трьох популяціях Index generative був високим, знаходячись на рівні 51 – 70%, але за винятком молодшої популяції з субформації Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris). Захоплення території

популяціями відбувалося лише внаслідок вегетативного розростання. Парціальні кущі *C. vulgaris*, старіші 15 років, вже практично не дають батогів і не підтримують відновлювальний процес у популяції [437], тому генеративне розмноження й приживлюваність проростків для популяцій вересу дуже важливе.

Таблиця 8.7

Онтогенетичні індекси оцінки популяцій *Calluna vulgaris*

Субформації	I_{inn}	I_{sen}	I_{gen}	I_{aet}
I. Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris)	24,0±2,21	38,3±1,09	61,7±2,08	1,60±0,013
II. Pineta sylvestris	49,2±2,96	4,8±0,24	50,9±1,94	0,10±0,002
III. Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris)	20,7±1,98	35,3±0,95	70,2±2,51	1,71±0,024

Рис. 8.40. Онтогенетичний спектр популяцій *C. vulgaris* у вивчених субформаціях: I – Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris); II – Pineta sylvestris; III – Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris).

Можна вважати, що через загальний характер лісових фітоценозів регіону верес у них не стане масовим видом у трав'яно-чагарничковому ярусі, але позиція його в них досить міцна, чому сприяє висока засухо- і морозостійкість вересу в сполученні з пластичністю його морфоструктури [428].

8.2.3. Порівняльна характеристика онтогенетичних спектрів популяцій у різних видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем

У цілому, у віковому складі популяцій клоноутворюючих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових екосистемах Північного Сходу України не було встановлено різко виявлених розходжень. Як бачимо, усі 100% популяцій виявилися нормальними, якщо враховувати, що відсутність проростків і ювенільних особин у рослин з вираженим вегетативним розмноженням не є ознакою регресивності популяції. Однак через відсутність у популяціях особин цих онтогенетичних станів, а також у ряді випадків через відсутність сенільних особин, майже всі 100% популяцій можна класифікувати як неповночленні. Повночленна популяція, що містить усі онтогенетичні стани, була зареєстрована тільки у *A. europaeum*.

Певна однорідність популяцій у цьому плані визначається самою природою онтогенетичних спектрів. Це визнавалося й представниками інших демографічних шкіл. Л.Б. Заугольнова [100] писала, що «у віковому розвитку більшості видів рослин не виявляється будь-якого чіткого зв'язку зі змінами зовнішніх умов: у більшості випадків перехід у наступний віковий стан пов'язаний зі здійсненням генетично закріпленої програми індивідуального розвитку». Про протилежні зміни онтогенетичних спектрів рослин Карпат писали також В.Г. Кияк, Ю.І. Кобнєв та Н.І. Сварнях [132]. У сформованих угрупованнях, як правило, популяції рослин мають інвазійну або нормальну структуру і часто є неповночленними. Це засвідчується не лише в лісах, а й в інших типах фітоценозів [47, 95, 122, 131, 147, 184]. Стабільність

онтогенетичного спектру – кращий показник адаптованості популяції до даних умов зростання [135].

Серед вивчених нами популяцій у лісових екосистемах абсолютно переважають мономодальні з одним піком чисельності. Виняток становлять тільки дві популяції *V. myrtillus*. Переважна більшість популяцій клоноутворюючих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу виявилася центрованою з піком чисельності, який припадає на генеративні особини. Проте немало популяцій були лівосторонніми з домінуванням у них парціальних кущів передгенеративного стану. Таких популяцій виявилось близько 37%.

Проте правосторонні популяції, з переважанням субсенільних і сенільних рослин, у лісах Північного Сходу України взагалі не були зареєстровані. Це важлива особливість усіх досліджуваних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу.

Більше половини досліджуваних популяцій виявились молодими. Середньовікових популяцій з $I_{aet.} = 1$ було найменше (близько 10%). Вивчені популяції, таким чином, розміщуються на початкових сукцесійних фазах лісових фітоценозів.

Оскільки в нашому розпорядженні є досить репрезентативний матеріал, виявилось можливим встановити залежність віковості популяцій (яку ми визначали за величиною $I_{aet.}$) від зімкнутості деревостану і календарного віку лісоутворювальної деревної породи. Зімкнутість деревостану визначалася загальноприйнятим методом, а його вік – за лісотаксаційними описами. З'ясовано, що віковість популяцій клоноутворюючих лісових трав і чагарничків статистично достовірно залежить від поєднання цих двох факторів. Старіючі популяції (з $I_{aet.}$ істотно більшими ніж одиниця) були чітко пов'язані з двома типами структури деревостану: по-перше, зі старими деревостанами низької зімкнутості (через процеси самозрідження, що відбувалися раніше) і, по-друге, з молодими деревостанами, що мали високу (0,65 і більше)

зімкненість. Отже, висловлювана іноді в геоботанічній літературі позиція про незалежність ярусів у лісовому угрупованні не знаходить підтвердження щодо віковості популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу: розвиток цих популяцій вочевидь залежить від структурних особливостей деревного ярусу. Наймолодші популяції рослин пов'язані з низькозімкнутими молодняками, що, таким чином, є основним місцем інвазії цих рослин у лісові екосистеми.

8.3. Віталітетна структура популяцій

8.3.1. Принципи та методи аналізу віталітета рослин і їх популяцій

Теоретичні основи й алгоритм віталітетного аналізу були сформульовані Ю.А. Злобіним [108]. Віталітетний аналіз має на меті оцінку життєздатності особин рослин на основі морфогенетичних ознак із подальшим встановленням співвідношення в популяції кількості особин різної життєздатності. В основі віталітетного аналізу лежить ідея про те, що продукційний процес, ріст і морфологічна структура особини, виявлені в кількісних оцінках, дають узагальнену характеристику її життєвого стану. Віталітетна структура популяції є її важливою ознакою. Останніми десятиліттями віталітетний аналіз дедалі ширше застосовується в популяційно-екологічних дослідженнях і виявляється високо інформативним щодо стану популяцій рослин [16, 139, 164, 181, 292].

Г.Г. Жилияєв та І.В. Царик [96] справедливо зазначали, що «здатність до модифікації онтогенезу є найважливішим механізмом забезпечення стійкості популяцій». Завдяки цій модифікації морфологічної структури особин рослин змінюються їхні віталітетні стани, що робить аналіз віталітетної структури популяцій найціннішим інструментом для індикації їх статусу в різних угрупованнях. Віталітетний аналіз дозволяє також ефективно порівнювати стан різних популяцій між собою.

За віталітетного аналізу особини поділяють на три категорії якості: високої (А), проміжної (В) і нижчої (С). Цей поділ здійснюється на основі ключових, або детермінуючих віталітет особини морфоструктурних ознак. Звичайно таких ознак виділяють три. Встановлення ключових ознак є самостійним завданням. Для його розв'язання оцінюють: а) біологічне значення кожної з ознак для даної біоморфи, б) ступінь мінливості ознаки від особини до особини, вважаючи, що більш варіюючі ознаки мають велику інформативність, в) ступінь скорельованості ознак між собою, прагнучи до того, щоб ознаки, віднесені до складу ключових, не мали високої скорельованості і не належали до однієї кореляційної плеяди, г) факторні навантаження ознак, одержувані в ході факторного аналізу, вибираючи їх так, щоб ознаки з найбільш високими факторними навантаженнями входили до складу ключових.

Залежно від співвідношення в популяції особин різного віталітету популяції оцінюють як процвітаючі, рівноважні чи депресивні. Інтегральною оцінкою якості популяцій є індекс Q ($Q = S(a + b)$), величина якого перебуває в діапазоні від 0 до 0,5 (а – особини вищого класу віталітету, b – проміжного).

Для встановлення віталітетної структури популяцій існують формалізований алгоритм і спеціальна комп'ютерна програма, що дозволяють поетапно виходити на повний віталітетний аналіз [139]. У наших дослідженнях віталітетний аналіз здійснювався за повною схемою, реалізація якої подана нижче на прикладі популяцій *A. podagraria* із трьох різних субформацій.

У період польових досліджень для віталітетного аналізу була зроблена рандомізована вибірка особин (парціальних кущів *A. podagraria*) загальним обсягом більше 2 тисяч шт., відповідно в субформаціях: I. *Querceta roboris* –, II. *Pineta sylvestris*, III. *Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)*.

У кожної особини *A. podagraria* враховувалося по 6 морфоструктурних параметрів: надземна фітомаса (W), висота (H), розмір листової поверхні

(A), фітомаса листків (WL), фітомаса плодів (WFR), кількість плодів (NFR) та інші, а також шість алометричних параметрів: репродуктивне зусилля (RE1, RE2), площа листків на одиницю фітомаси (LAR), площа листків на одиницю фітомаси листків (SLA), фотосинтетичне зусилля (LWR), відносний приріст по висоті (HWR).

За камеральної комп'ютерної обробки три вибірки були об'єднані в одну загальну, і для кожного з морфопараметрів були обчислені: середнє арифметичне, стандартне відхилення, стандартна похибка і коефіцієнт варіації. Ці дані свідчать, що мінливість значень різних ознак неоднакова і характеризується широким діапазоном варіювання – від 8 до 68%. Найбільш мінливими з них виявилися репродуктивне зусилля і загальна фітомаса.

На наступному етапі були визначені коефіцієнти парної кореляції між розглянутими 12 параметрами, а на її основі складено кореляційні плеяди.

Об'єднана вибірка особин була також використана для факторного аналізу, результати якого наведені в додатку. Ознаками з найбільшими факторними навантаженнями за трьома виділеними чинниками, які охопили 70% загальної дисперсії, виявилися: фітомаса листків, розмір листової поверхні, фітомаса генеративних органів, надземна фітомаса і репродуктивне зусилля RE1.

З урахуванням усієї отриманої інформації як ознаки діагностуючих віталітет особин *A. podagraria* були взяті: загальна фітомаса, розмір листової поверхні і репродуктивне зусилля RE1. Вони були використані для оцінки статусу особин у популяціях і побудови віталітетних спектрів.

В аналогічний спосіб були встановлені ключові морфопараметри, які діагностують віталітет особин, і для всіх інших досліджуваних видів трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових фітоценозах на Північному Сході України. Для аналізу морфогенетичної структури особин досліджуваних рослин використовувалося не менше 11–12 морфометричних ознак.

8.3.2. Віталітетна структура популяцій вегетативно-рухомих рослин в різних типах лісових екосистем

Віталітетна структура лісових трав і чагарничків відрізнялась індивідуальними особливостями і змінювалась в різних типах лісових фітоценозів. Розглянемо її на прикладі групи видів трав'янисто-чагарничкового ярусу лісових екосистем Північного Сходу України [139].

Asarum europaeum. Аналіз віталітетної структури популяцій *A. europaeum* здійснено на основі вибірки з більше ніж 3 тисяч парціальних кушів, зокрема в субформаціях: I. *Querceta roboris*, II. *Pineta sylvestris*, III. *Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)*.

Ключовими ознаками віталітету виявилися: загальна фітомаса (W), розмір листової поверхні (A) і репродуктивне зусилля (RE1).

Результати аналізу віталітетної структури популяцій *A. europaeum* наведені в табл. 8.8, віталітетні спектри її популяцій – на рис. 8.41. Виявилося, що з трьох вивчених популяцій *A. europaeum* одна із субформації *Querceta roboris* була процвітаючою з коефіцієнтом якості Q, що дорівнює 0,35, а дві інші – рівноважними зі значеннями Q, що дорівнюють 0,21 і 0,29 відповідно. Статистична ймовірність отриманих оцінок лежала в діапазоні від 50 до 99,5%.

Таблиця 8.8

Віталітетна структура популяцій *Asarum europaeum*

Субформації	Частка особин за класами віталітету, %			Індекс якості Q	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності, %
	A	B	C			
I. <i>Querceta roboris</i>	31	38	31	0,35	Процвітаюча	50,0
II. <i>Pineta sylvestris</i>	38	20	42	0,29	Рівноважна	99,5
III. <i>Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)</i>	24	17	59	0,21	Рівноважна	70,0

Слід зазначити, що популяція *A. europaeum* нижчого віталітету із субформації Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris) є найстарішою щодо онтогенетичного складу і мала найвищий індекс генеративності – 68,5%.

Очевидно, віталітетна структура популяцій копитняка має тенденцію до зниження в міру старіння популяцій.

***Aegopodium podagraria*.** Для аналізу віталітетної структури популяцій *A. podagraria* була використана вибірка з більше ніж 2 тисяч парціальних кущів. Як ключові параметри віталітету були використані: загальна фітомаса особини, розмір листової поверхні і репродуктивне зусилля. У табл. 8.9 наведені результати аналізу віталітетної структури популяцій *A. podagraria*, а на рис. 8.42 – віталітетні спектри. Статистична достовірність отриманих даних досить висока і становить не менше 70 – 90%.

Рис 8.41. Віталітетні спектри популяцій *A. europaeum* у вивчених субформаціях: I – Querceta roboris; II – Pineta sylvestris; III – Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris).

Популяція *A. podagraria* з Pineta sylvestris виявилася за віталітетною структурою процвітаючою з індексом якості Q, що дорівнює 0,41, з Querceta roboris – рівноважною з індексом якості Q, що дорівнює 0,20, а з Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris) – депресивною за Q, рівним 0,09.

Відповідно, у цьому ряді популяцій зменшувалася частка особин вищого класу (А) та збільшувалася частка особин нижчого класу (С).

Таблиця 8.9

Віталітетна структура популяцій *Aegorodium podagraria*

Субформації	Частка особин за класами віталітету, %			Індекс якості Q	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності, %
	А	В	С			
I. <i>Querceta roboris</i>	12	28	60	0,20	Рівноважна	70
II. <i>Pineta sylvestris</i>	46	36	18	0,41	Процвітаюча	80
III. <i>Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)</i>	5	14	81	0,09	Депресивна	90

Рис. 8.42. Віталітетні спектри популяцій *A. podagraria* у вивчених субформаціях: I – *Querceta roboris*; II – *Pineta sylvestris*; III – *Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)*.

Stellaria holostea. Віталітетна структура популяцій *S. holostea* встановлена на основі вибірки з більше ніж 2 тисяч парціальних куща у трьох лісових субформаціях: I. *Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)*, II. *Betuleta pendulae*, III. *Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris)*.

Як ключові ознаки віталітету особин були взяті: загальна фітомаса особини (W), розмір листової поверхні (A) і розмір репродуктивного зусилля (RE2).

Результати аналізу віталітетної структури популяцій *S. holostea* наведені в табл. 8.10, віталітетні спектри її популяцій – на рис. 8.43. Статистична достовірність отриманих оцінок перебувала в діапазоні від 50 до 80%. Із трьох популяцій *S. holostea* дві виявилися рівноважними з індексом якості 0,24 і 0,23, а одна – депресивною з індексом якості 0,16. Депресивна популяція *S. holostea* була зареєстрована в субформації *Betuleta pendulae*. За віковим складом це була найстаріша популяція з найбільшим значенням коефіцієнта віковості. У цьому разі також зафіксовано зв'язок підвищеної віковості популяції з її депресивною віталітетною структурою.

***Carex pilosa*.** Аналіз віталітетної структури популяцій *C. pilosa* здійснено на основі вибірки близько 3 тисяч парціальних кущів, в субформаціях: I. *Betuleta pendulae*, II. *Querceta roboris*, III. *Tilieto (cordatae)* – *Querceta (roboris)*.

Ключовими ознаками для визначення віталітету особин *C. pilosa* виявилися: загальна фітомаса (W), розмір листової поверхні (A) і репродуктивне зусилля (RE1).

Таблиця 8.10

Віталітетна структура популяцій *Stellaria holostea*

Субформація	Частка особин за класами віталітету, %			Індекс якості Q	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності %
	A	B	C			
I. <i>Acereto (platanoiditis)</i> – <i>Querceta (roboris)</i>	33	14	53	0,24	Рівноважна	80,0
II. <i>Betuleta pendulae</i>	16	16	68	0,16	Депресивна	50,0
II. <i>Tilieto (cordatae)</i> – <i>Querceta (roboris)</i>	29	16	55	0,23	Рівноважна	80,0

Результати аналізу віталітетної структури популяцій *C. pilosa* наведені в табл. 8.11, віталітетні спектри її популяцій – на рис. 8.44. Статистична

достовірність отриманих оцінок перебувала в діапазоні від 50 до 92,5%. Популяції *C. pilosa* в першій із двох розглянутих лісових субформацій були рівноважними, з індексом якості Q, що дорівнював 0,25 і 0,24 відповідно. Їх віталітет був практично однаковим, тільки в субформації *Querceta roboris* була дещо вищою частка парціальних кущів осоки вищого класу віталітету. На відміну від цього популяція *C. pilosa* із субформації *Tilieta (cordatae)* – *Querceta (roboris)* була депресивною з індексом якості Q, що дорівнював 0,16. Як і в разі з копитняком, виявилось, що ця популяція за онтогенетичним складом особин є найстарішою.

Рис. 8.43. Віталітетні спектри популяцій *S. holostea* у вивчених субформаціях: I – *Acereto (platanoiditis)* – *Querceta (roboris)*; II – *Betuleta pendulae*; III – *Tilieta (cordatae)* – *Querceta (roboris)*.

***Vaccinium vitis-idaea*.** Аналіз віталітетної структури популяцій *V. vitis-idaea* здійснено на основі вибірки з майже 2 тисяч парціальних кущів, зокрема в групах асоціацій: I. *Pineta (sylvestris) moliniosa (caeruleae)*, II. *Betuleto (penduli)* – *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*, III. *Pineta (sylvestris) hylocomiosa*.

Як ключові ознаки віталітету особин *V. vitis-idaea* були взяті: загальна фітомаса особини (W), розмір листкової поверхні (A) і величина

репродуктивного зусилля (RE2). Раніше в літературі зазначалося, що брусниця чутлива до екологічних умов і реагує на їх динаміку змінами продукційного процесу. Це виявляється у варіюванні довжини пагонів та інших параметрів, пов'язаних із продукційним процесом [159].

Результати аналізу віталітетної структури популяцій брусниці наведені в табл. 8.12, віталітетні спектри її популяцій – на рис. 8.45. Статистична достовірність отриманих оцінок знаходилась в діапазоні 50–98,5%.

Таблиця 8.11

Віталітетна структура популяцій *Carex pilosa*

Субформації	Частка особин за класами віталітету, %			Індекс якості Q	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності %
	A	B	C			
I. <i>Betuleta pendulae</i>	33	0	67	0,16	Депресивна	50,0
II. <i>Querceta roboris</i>	43	7	50	0,25	Рівноважна	92,5
III. <i>Tilieta (cordatae) – Querceta (roboris)</i>	39	8	53	0,24	Рівноважна	80,0

Рис 8.44. Віталітетні спектри популяцій *C. pilosa* у вивчених субформаціях: I – *Betuleta pendulae*; II – *Querceta roboris*; III – *Tilieta (cordatae) – Querceta (roboris)*.

У розглянутих лісових групах асоціацій *V. vitis-idaea* дві популяції виявилися рівноважними і дві депресивними. Рівноважні популяції були зареєстровані в групах асоціацій *Pineta (sylvestris) moliniosa (caeruleae)* і *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*, тоді як депресивні – у *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)* і *Pineta (sylvestris) hylocomiosa*. У розглянутій низці лісових груп асоціацій значення коефіцієнта якості Q популяцій брусниці становило 0,09 – 0,29, тобто, змінюючись приблизно в три рази, що свідчить про виявлений вплив еколого-ценотичних умов на популяції *V. vitis-idaea*.

Vaccinium myrtillus. Віталітетна структура популяцій *V. myrtillus* була здійснена на основі вибірки близько 3 тисяч парціальних кущів у трьох лісових групах асоціацій: I. *Pineta (sylvestris) hylocomiosa*, II. *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*, III. *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*.

Таблиця 8.12

Віталітетна структура популяцій *Vaccinium vitis-idaea*

Групи асоціацій	Частка особин за класами віталітету, %			Індекс якості Q	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності %
	A	B	C			
I. <i>Pineta (sylvestris) moliniosa (caeruleae)</i>	46	13	41	0,29	Рівноважна	98,5
II. <i>Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)</i>	21	21	58	0,21	Рівноважна	70,0
III. <i>Pineta (sylvestris) hylocomiosa</i>	24	9	67	0,17	Депресивна	50,0

Рис. 8.45. Віталітетні спектри популяцій *V. vitis-idaea* у вивчених групах асоціацій: I – *Pineta (sylvestris) moliniosa (caeruleae)*; II – *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*; III – *Pineta (sylvestris) hylocomiosa*.

Як ключові ознаки віталітету особин *V. myrtilus* були взяті: загальна фітомаса особини (W), кількість листків (NL) і розмір репродуктивного зусилля (RE2).

Результати аналізу віталітетної структури популяцій *V. myrtilus* наведені в табл. 8.13, віталітетні спектри її популяцій – на рис. 8.46. Статистична достовірність отриманих оцінок перебувала в діапазоні від 50 до 99,5%.

Із вивчених популяцій чорниці одна (з груп асоціацій *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*) виявилися процвітаючою, одна (з групи асоціацій, *Pineta (sylvestris) hylocomiosa*) була депресивною й одна (з групи асоціацій – *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*) – рівноважною.

Процвітаючі популяції чорниці виявилися приуроченими до лісових угруповань, у трав'яно-чагарничковому ярусі яких бере участь *Molinia caerulea (L), Moench.*, що пов'язане з більш родючими ґрунтами. За шкалами Я.П. Дідуха вона оцінюється як евтрофна нітрофільна рослина. Це ще раз підтверджує раніше висловлену думку про те, що екологічний оптимум чорниці лежить у молінієвих фітоценозах. На противагу цьому депресивні популяції *V. myrtilus* зареєстровано в лісах – зеленомохових або чистих

чорничниках, розміщених на бідніших ґрунтах з низькими значеннями рН. Варто відзначити, що дві депресивні за віталітетною структурою популяції чорниці за віковим спектром були найстарішими, що характерне для більшості клоноутворюючих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу.

Таблиця 8.13

Віталітетна структура популяцій *Vaccinium myrtillus*

Групи асоціацій	Частка особин за класами віталітету, %			Індекс якості Q	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності %
	A	B	C			
I. <i>Pineta (sylvestris) hylocomiosa</i>	0	0	100	0,00	Депресивна	99,5
II. <i>Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)</i>	98	2	0	0,50	Процвітаюча	98,5
III. <i>Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)</i>	12	22	66	0,17	Рівноважна	50,0

***Calluna vulgaris*.** Віталітетна структура популяцій *C. vulgaris* була визначена на основі вибірки більше 1 тисячі парціальних кущів у трьох субформаціях: I. *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris)*, II. *Pineta sylvestris*, III. *Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris)*.

Як ключові ознаки віталітету особин були прийняті загальна фітомаса особини (W), висота (H) і розмір репродуктивного зусилля (RE1).

Результати аналізу віталітетної структури популяцій *C. vulgaris* наведені в табл. 8.14, віталітетні спектри її популяцій – на рис. 8.47. Статистична достовірність отриманих оцінок перебувала в діапазоні від 50 до 97,0%. У двох субформаціях: *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris)* і *Pineta sylvestris* – популяції вересу належать до категорії депресивних з індексом якості 0,17 і 0,09. В обох цих популяціях домінують парціальні кущі нижчого класу віталітету. Популяція *C. vulgaris* в субформації *Querceto (roboris) – Pineta*

(*sylvestris*) належала до категорії процвітаючих з найвищим індексом якості 0,50. При зіставленні з онтогенетичним спектром бачимо, що це популяція найбільшої віковості. Поєднання високого віталітету популяції з високої віковістю, імовірно, обумовлено характером життєвої форми *C. vulgaris* – багаторічного дрібного чагарничка з дерев'яніючими пагонами.

Рис. 8.46. Віталітетні спектри популяцій *V. myrtillus* у вивчених групах асоціацій: I – *Pineta (sylvestris) hylocomiosa*; II – *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*; III – *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*.

Таблиця 8.14

Віталітетна структура популяцій *Calluna vulgaris*

Субформації	Частка особин за класами віталітету, %			Індекс якості Q	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності %
	A	B	C			
I. <i>Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris)</i>	9	24	67	0,17	Депресивна	50,0
II. <i>Pineta sylvestris</i>	8	10	82	0,09	Депресивна	90,0
III. <i>Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris)</i>	78	22	0	0,50	Процвітаюча	97,0

Рис 8.47. Віталітетні спектри популяцій *C. vulgaris* у вивчених субформаціях: I – Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris); II – Pineta sylvestris; III – Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris).

8.3.3. Специфічні особливості віталітета особин і популяцій у клоноутворюючих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу

Одержані оцінки віталітетної структури популяцій клоноутворюючих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу лісів Північного Сходу України можна вважати цілком надійними, тому що вони базуються, в цілому, на повному аналізі морфологічної структури більше 18 тис. особин досліджуваних видів рослин. Статистична достовірність оцінок віталітетної структури популяцій переважно становить 70 – 99% і лише в окремих випадках – нижча ніж 70% [139]. Такі нечисленні випадки відповідають перехідним типам віталітету популяцій: процвітаючо-рівноважному або рівноважно-депресивному.

Дослідження віталітетної структури популяцій клоноутворюючих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових фітоценозах показали, що 15% популяцій виявились процвітаючими, 50% – рівноважними, а 35% – депресивними. Рівень віталітету популяцій виявився статистично достовірно пов'язаним з такими ценотичними чинниками: вік і зімкнутість деревостану.

В цілому, віталітетні спектри широко варіюють: індекс якості Q популяцій становить від 0,000 до 0,500, тобто охоплює повний теоретично можливий розмах значень цього коефіцієнта, що свідчить про чутливість віталітетної структури популяцій до еколого-ценотичних умов і обумовлює високу інформативну цінність віталітетного аналізу. Процвітаючі популяції: одна популяція *A. europaeum* в субформації *Querceta roboris*, одна популяція *A. podagraria* в субформації – *Pineta sylvestris*, одна популяція *V. myrtillus* з групи асоціацій *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*, одна популяція *C. vulgaris* в субформації *Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris)*.

Оскільки віталітетний аналіз ґрунтується на віталітетній і морфологічній структурі особин рослин, він досить точно відображає ступінь відповідності еколого-фітоценотичних умов біоекологічним характеристикам рослин даного виду. Так, наприклад, показано, що в *Convallaria majalis* і *Maianthemum bifolium* перша реакція на екологічне й ценотичне пригнічення виявляється в погіршенні всіх морфологічних і ростових параметрів рослин, хоча чисельність особин у популяціях може навіть зростати [156]. У літературі є безліч інших даних про обумовленість морфологічного статусу рослин умовами їх зростання. Узагальнюючи дані і спираючись на принцип алокації, М.Г. Баштовий [17] стверджував, що зменшення розмірів особин і скорочення в них метамерів є відображенням адаптації рослин до стресових умов. Наші дослідження і отримані результати повністю підтверджують цю позицію.

Нами був проведений регресійний і дисперсійний порівняльний аналіз *Index aetas* популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу (який є інтегральною характеристикою їх вікового складу) з характерним для них індексом якості Q, що дає узагальнену оцінку співвідношення в популяції особин різного рівня віталітету. Виявилось, що коефіцієнт кореляції між цими двома індексами дорівнює лише 0,195 і є статистично недостовірним. Критерій Фішера дорівнює 0,9926 при рівні значущості $p = 0,329$, що також є статистично недостовірним. Це свідчить про те, що результати віталітетного

аналізу популяцій рослин мають цілком самостійне значення, вони не дублюють аналізу вікового складу популяцій.

Рівень віталітету популяцій виявився статистично достовірно пов'язаним з такими ценотичними чинниками: вік і зімкнутість деревостану. Віталітет популяцій збільшується з віком і зімкнутістю деревостану, досягаючи максимуму в лісових асоціаціях, де вік лісоутворюючої деревної породи становить 75 – 85 років, а зімкнутість деревного пологую 0,75 – 0,85. Раніше О.В. Морозовим [209] був показаний зв'язок брусниці зі зрілими зімкнутими лісами. Нами ця закономірність доведена для всіх бореальних рослин. Отриманий результат показує, що вивчені клоноутворюючі трави і чагарнички нижнього ярусу лісу є типовими для лісу видами, адаптованими до затінення і кореневої конкуренції з деревостаном.

Раніше було встановлено орієнтовний еколого-фітоцентичний оптимум досліджуваних клоноутворюючих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу на підставі ознак їх сезонного росту. Віталітетний аналіз цілком підтвердив ці оцінки.

Виявилось, що в лісових фітоценозах, виділених як оптимальні для певного виду, зареєстрований і найбільш високий індекс якості популяцій Q:

A. europaeum – субформація *Querceta roboris*, Q = 0,35.

A. podagraria – субформація *Pineta sylvestris*, Q = 0,41.

S. holostea – субформація *Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)*, Q = 0,24.

C. pilosa – субформація *Querceta roboris*, Q = 0,25.

V. vitis-idaea – групи асоціацій *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*, Q = 0,21.

V. myrtillus – групи асоціацій *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*, Q = 0,50.

C. vulgaris – субформація *Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris)*, Q = 0,50.

Винятком стала лише *V. vitis-idaea*, де ростовий оптимум зафіксовано в групі асоціацій *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*, а віталітетний – в групі асоціацій *Pineta (sylvestris) moliniosa (caeruleae)*

($Q = 0,29$). Однак ці лісові фітоценози еколого-ценотично дуже близькі один до одного.

Одержані оцінки віталітетної структури популяцій досліджуваних видів, які є домінантами в лісових масивах Північного Сходу України, можуть бути вихідними показниками при організації моніторингу в досліджуваному регіоні і для порівняння стану популяцій при введенні режиму заповідності.

8.4. Збалансованість процесу морфогенезу в особин рослин в різних еколого-ценотичних умовах

Крім змін абсолютних значень морфометричних параметрів рослин від популяції до популяції, змінюється й ступінь скорельованості між ними. Ю.А. Злобіним [112] для оцінки рівня морфологічної цілісності особин рослин був запропонований індекс морфологічної інтеграції. Він розраховується за формулою

$$I_{m.i.} = \frac{B}{(n^2 - n) / 2} \cdot 100, \quad (8.1)$$

де B – кількість статистично істотних коефіцієнтів кореляції при 95% рівні значимості; n – загальна кількість коефіцієнтів кореляції в кореляційній матриці.

Велике значення індексу морфологічної інтеграції свідчить про високу скорельованість і взаємообумовленість морфометричних параметрів. Індекс є зручною характеристикою ступеня взаємозв'язку різних структурних ознак особин рослин.

Для кожного виду проведено облік до 14 морфометричних параметрів. На основі цього були обчислені індекси морфологічної інтеграції для особин усіх вивчених популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу (рис.8.48 – 8.49).

Рис. 8.48. Зміни індексу морфологічної інтеграції ($I_{m.i.}$) вегетативно-рухомих рослин в різних лісових фітоценозах.

A. europaeum: I. Querceta roboris, II. Pineta sylvestris, III. Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris); *A. podagraria*: I. Quercetum coryloso-aegopodiosum, II. Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum, III. Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum; *S. holostea*: I. Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris), II. Betuleta pendulae, III. Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris); *C. pilosa*: I. Betuleta pendulae, II. Querceta roboris, III. Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris); *V. vitis-idaea*: I. Pinetum vaccinoso-myrtillosum, II. Betuleto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum, III. Pinetum vaccinoso-hylocomiosum; *V. myrtillus*: I. Pinetum myrtilloso-hylocomiosum, II. Pinetum molinoso-myrtillosum, III. Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum; *C. vulgaris*: I. Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum, II. Pinetum callunoso-hyloco-miosum, III. Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum.

Рис. 8.49. Середні значення індексу морфологічної інтеграції у групи вегетативно-рухомих видів рослин.

Виявилося, що індекс морфологічної інтеграції насамперед залежить від виду рослин. Він був найнижчим у *Calluna vulgaris* (19,4) і найвищим в *Asarum europaeum* (66,3), змінюючись від виду до виду приблизно в три рази. Інші види мали проміжні значення індексу морфологічної інтеграції. Одночасно виявилося й досить широке варіювання індексу морфологічної інтеграції від популяції до популяції в межах одного виду. Тут значення індексу змінювалися також у 2 – 3 рази. Однак не було встановлено статистично достовірного зв'язку величини індексу морфологічної інтеграції як з якістю популяції (Q), так і з Index aetas популяції. Очевидно, індекс морфологічної інтеграції має самостійне біологічне значення, характеризуючи цілісність особин як морфоструктурних утворень.

Одночасно було встановлено, що морфогенетична інтегрованість особин рослин (парціальних кущів) у досліджуваних клоноутворювальних видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу статистично достовірно змінюється залежно від віку і зімкнутості деревостану. Виявилося, що найбільш морфологічно цілісними є особини, які ростуть у деревостанах віком 65 – 80 років. У таких лісових фітоценозах індекс морфологічної інтеграції ($I_{m.i.}$) чітко зростає при збільшенні зімкнутості деревного покриву в інтервалі від 0,25 до 0,80. У цілому, морфологічно найбільш цілісними, з найбільш розвиненими кореляційними зв'язками між морфоструктурними

ознаками виявлялись рослини лісів віком 65 – 80 років при зімкнутості деревостану близько 1.

8.5. Основні особливості віталітетної структури популяцій лісових трав у різних типах лісових екосистем

Трав'янисті і чагарничкові рослини, що формують надґрунтовий живий покрив, відіграють важливу роль у житті лісових екосистем. Від стану їх популяцій залежить стабільність лісового фітоценозу і його здатність до самовідновлення, оскільки з цим ярусом пов'язані початкові етапи життя сходів і підросту деревних порід.

Одним з важливих параметрів, який характеризує статус будь-якої популяції, є віталітетна структура [112]. Аналіз віталітетної структури популяцій нині широко використовується при дослідженні стану і динаміки популяцій [97, 128]. При аналізі віталітетної структури визначається співвідношення в популяції особин різного життєвого стану. Це співвідношення оцінюється параметром Q , значення якого лежать в діапазон 0 – 0,5. Вищі значення Q вказують на високий віталітет популяції, нижчі – свідчать про переважання в популяції пригнічених і ослаблених особин.

Нами в лісах Північного Сходу України було проведено обстеження лісових фітоценозів, у яких оцінювалися коефіцієнти Q для найбільш поширених у живому покриві чотирьох видів трав'янистих рослин: *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Carex pilosa* і *Stellaria holostea*. Метою дослідження було встановлення змінюваності віталітету популяцій цих рослин в умовах відновних сукцесії. Результати оцінки віталітету популяцій і їх тренди подані на рис. 8.50.

У ряді субформацій А – *Pineta sylvestris*, Б – *Querceta roboris* і В – *Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)* віталітет популяцій *Aegopodium podagraria* знижувався з 0,409 до 0,093, тобто більше ніж у 4 рази. У ряді цих субформацій загальна зімкненість деревостану знаходилася на рівні 0,6 – 0,8,

вік 53 – 70 років, і зниження віталітету популяцій *A. podagraria* було пов'язане лише зі зміною породного складу деревостану.

Рис. 8.50. Тренди зміни значень віталітету популяцій (Q) при зміні еколого-фітоценотичного середовища.

Фітоценози. *A. podagraria*: А. Quercetum coryloso-aegopodiosum, Б. Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum, В. Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum; *A. europaeum*: А. Querceta roboris, Б. Pineta sylvestris, В. Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris); *C. pilosa*: А. Betuleta pendulae, Б. Querceta roboris, В. Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris); *S. holostea*: А. Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris), Б. Betuleta pendulae, В. Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris);

Популяції *Asarum europaeum* знижували віталітет у ряді субформацій: А – Querceta roboris, Б – Pineta sylvestris, В – Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris). Віталітет знизився з 0,346 до 0,207, тобто в 1,7 рази. У цієї рослини причиною зниження віталітету популяцій були як зміна складу деревостану, так і зниження його зімкненості з 0,7 до 0,5. За шкалою Ландольта, *A. europaeum* – тіньова рослина з оптимумом розвитку за освітленості 10% від повної.

Популяції *Carex pilosa* знижували віталітет в 1,5 рази (з 0,250 до 0,163) при переміщенні в синтаксономічному градієнті А – Querceta roboris, Б – Tilieta (cordatae) – Querceta (roboris), В – Betuleta pendulae. Остання з цих субформацій – це, як правило, більш зімкнуті і старіші ліси. Еколого-ценотичне оточення в них виявилася найменш оптимальним для *C. pilosa*.

Реагування популяцій *Stellaria holostea* на синтаксономічний градієнт було близьким до попереднього виду. У *S. holostea* віталітет популяцій знизився також в 1,5 разу з 0,236 до 0,156. В аналізованому ряді субформацій А – Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris), Б – Tilieta (cordatae) – Querceta (roboris), В – Betuleta pendulae найбільш суттєвою була зміна породного складу деревостою та збільшення його віку.

Дисперсійний аналіз показав, що всі описані зміни віталітетної структури популяцій були статистично достовірні на рівні 70 – 99,5%.

Порівняльний аналіз віталітетних спектрів лісових трав'янистих рослин показав, що віталітет популяцій варіює в досить широких межах (від 0,409 до 0,093), що свідчить про високу чутливість особин і популяцій рослин, які вивчаються, до зміни умов зростання. Змінювався не лише коефіцієнт Q, відбувалася зміна самих типів популяцій від процвітаючих до рівноважних і навіть депресивних. Процвітаючими були дві популяції: одна – в *A. podagraria* і одна – в *A. europaeum*.

РОЗДІЛ 9

ФІТОПОПУЛЯЦІЙНИЙ МОНІТОРИНГ І ПРОГНОЗУВАННЯ СТАНУ
ТРАВ'ЯНО-ЧАГАРНИЧКОВОГО ЯРУСУ В ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМАХ**9.1. Значення щільності особин в популяціях для їх стійкості у
вегетативно-рухомих рослин**

Середні показники проективного покриття і щільності популяцій досліджуваних видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу Північного Сходу України, як одні з найважливіших популяційних параметрів, наведені в табл. 9.1. За результатами обстеження ділянок розміром 50 x 50 см одержані ці дані. Облікові ділянки закладалися на території певної асоціації у випадковому порядку. Бачимо, що середнє проективне покриття (%), як і популяційна щільність (шт./м²), мали найменші значення у *Calluna vulgaris*, а найбільші були характерні для *Vaccinium myrtillus* [139].

Загальні запаси фітомаси вегетативно-рухомих видів трав'яно-чагарничкового ярусу можуть бути отримані розрахунковим шляхом за величиною або проективного покриття, або щільності популяції. Між загальною фітомасою вегетативно-рухомих видів трав'яно-чагарничкового ярусу і параметрами проективного покриття, або щільності популяції існує тісна статистично достовірна залежність. Виходячи з цього, значення загальної фітомаси можемо отримати розрахунковим шляхом [114].

За градієнтом часу, залежно від метеорологічних умов, проективне покриття і середня популяційна щільність рослин (меншою мірою) варіюють. Проте, ці варіації значно менші, ніж у лучних угрупованнях. Суттєво на ці показники впливають й антропогенні фактори. Щорічне зрізання надземної маси лікарських рослин різко знижує їх чисельність і погіршує їх стан. Встановлено, що після зрізання листків брусниці й чорниці протягом двох-чотирьох років, їхня надземна фітомаса знизилася на 50 – 60% і 35 – 55% відповідно [155].

В залежності від умов лісокористування, динаміка проективного покриття і популяційної щільності клоноутворюючих рослин в лісових масивах буде неоднаковою.

Таблиця 9.1

Популяційні параметри клоноутворюючих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу

Вид рослин та лісові фітоценози (субформації/групи асоціації)	Проективне покриття, %	Щільність рослин, шт./м ²
<i>Calluna vulgaris</i>		
I. Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris)	39,4 ± 1,95	8,3±0,27
II. Pineta sylvestris	31,3 ± 2,12	7,87±0,81
III. Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris)	34,4 ± 2,74	10,2±0,23
<i>Stellaria holostea</i>		
I. Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)	49,9 ± 1,90	12,2±0,91
II. Betuleta pendulae	53,6 ± 2,42	19,1±1,21
III. Tiliето (cordatae) – Querceta (roboris)	56,4 ± 2,69	27,9±1,54
<i>Carex pilosa</i>		
I. Betuleta pendulae	61,9 ± 3,11	31,7±1,05
II. Querceta roboris	58,8 ± 2,18	23,2±1,12
III. Tiliето (cordatae) – Querceta (roboris)	55,3 ± 2,37	13,1±0,62
<i>Aegopodium podagraria</i>		
I. Querceta roboris	48,1 ± 2,77	22,3±1,34
II. Pineta sylvestris	58,5 ± 2,11	29,9±0,92
III. Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)	54,2 ± 2,41	21,5±0,54
<i>Asarum europaeum</i>		
I. Querceta roboris	51,8 ± 3,14	28,6±0,77
II. Pineta sylvestris	57,3 ± 2,84	30,9±1,12
III. Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)	51,4 ± 3,56	38,7±1,23
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>		
I. Pineta (sylvestris) moliniosa (caeruleae)	47,1 ± 1,74	46,0±1,18
II. Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)	46,2 ± 2,45	88,2±2,97
III. Pineta (sylvestris) hylocomiosa	44,8 ± 2,34	38,5±1,42
<i>Vaccinium myrtillus</i>		
I. Pineta (sylvestris) hylocomiosa	55,8 ± 2,37	44,6±1,62
II. Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)	65,6 ± 2,28	107,7±3,37
III. Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)	43,9 ± 2,17	68,3±2,09

9.2. Міжвидові відносини в трав'яно-чагарничковому ярусі

При розгляді питання про походження рослинних угруповань існує дві протилежні позиції, які склалися ще на початку ХХ століття. За Ф. Клементсом та В.М. Сукачовим, вони становлять собою угруповання, які формуються на основі активних ценотичних зв'язків між видами рослин, що їх складають [139]. Х. Глізон і Л.Г. Раменський говорили про відрізки континууму рослинного покриву, у межах яких види рослин організовані диференціацією в екологічні ніші [334]. Більшість ботаніків схилилася до континуального бачення рослинного покриву [198, 200]. Це відсунуло вивчення механізмів активного ценогенезу у фітоценозах на другий план. Проте є велика кількість фактів, що свідчать про наявність виражених взаємодій між рослинами в угрупованнях. У 1994 – 1995 рр. один із провідних журналів у галузі науки про рослинність – *Journal of Vegetation Science* – з ініціативи Б. Уїлсона та Є. Вандер Маареля організував навіть спеціальну дискусію про механізми ценогенезу, або, як їх іноді називають, «assembly rule» [422, 482, 483].

Трав'яно-чагарничковий ярус хвойних і широколистяних лісів, за рахунок високого видового багатства і достатньої протяжності ценотичних градієнтів завдяки мозаїчності додавання лісових угруповань, що відповідає геп-парадигмі їх організації, виявився зручним об'єктом для вивчення цієї проблеми [480]. У ході досліджень було вивчено асоційованість і сполученість рослин лісових екосистем, що складають трав'яно-чагарничковий ярус Північного Сходу України.

Характер взаємовідносин між видами оцінювали двома незалежними способами – знаходженням асоційованості та встановленням сполученості (у розумінні А.О. Уранова [340, 341]). Асоційованість обчислювали за трансформованим коефіцієнтом Дайса – ТКД при звичайних позначеннях чотирипільної таблиці (для двох видів А і В):

$$TKD = \frac{a - b - c}{a + b + c}, \quad (9.1)$$

де a – кількість випадків спільного трапляння видів А і В;

b – кількість випадків трапляння виду А;

c – кількість випадків трапляння виду В.

Асоційованість розкриває тенденцію видів рослин до зростання разом або, навпаки, «відштовхуватися» один від одного. Коефіцієнт ТКД симетричний і адекватно відображає здатність видів зростати разом або уникати один одного.

Сполученість рослин розкриває характер і ступінь дії видів, які спільно зростають, один з одним. Визначали за методом А.О. Уранова [341] у вигляді регресії проєктивного покриття підпорядкованого виду за рядом зростання покриття діючого виду. Вид з вищою частотою траплянням і чисельністю розглядався як діючий завжди вид.

Обчислення виконані для знаходження асоційованостей за оригінальною програмою ASS, що оцінює вісім основних типів асоційованості, а сполученість – за програмою TableCurve фірми Jandel Scientific, версія 2.03.

Були вивчені ценотичні зв'язки між видами трав'янистих рослин, при цьому статистично недостовірні зв'язки, які були нечисленними, не враховували. Проаналізовані відносини між рослинами трав'яно-чагарничкового ярусу:

1. *Aegopodium podagraria*
2. *Asarum europaeum*
3. *Stellaria holostea*
4. *Polygonatum multiflorum*
5. *Glechoma hederacea*
6. *Pulmonaria obscura*
7. *Lamium maculatum*
8. *Urtica dioica*
9. *Viola mirabilis*
10. *Geum urbanum* L.

11. *Carex pilosa*
12. *Geranium robertianum* L.
13. *Dentaria bulbifera* L.
14. *Galium odoratum* (L.) Scop.
15. *Orobus vernus* L.
16. *Mercurialis perennis* L.
17. *Adoxa moschatellina* L.
18. *Brachypodium sylvatica* (Huds.) Beauv.
19. *Stellaria media* (L.) Vill
20. *Actaea spicata*

Аналіз асоційованостей (рис. 9.1. – 9.4.) показав, що вивчені види формують дві групи. Перша містить види з високою частотою трапляння і чисельністю (*Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Polygonatum multiflorum*, *Glechoma hederacaea*, *Pulmonaria obscura*, *Lamium maculatum* (L.) L., *Viola mirabilis* L.). Для них характерна взаємна позитивна асоційованість, яка розкриває виявлену тенденцію до спільного зростання. На противагу цьому другу групу складають види рослин (*Actaea spicata*, *Brachypodium sylvatica*, *Adoxa moschatellina*, *Mercurialis perennis*, *Orobus vernus*, *Galium odoratum* та ін.), що мають зазвичай негативну асоційованість як між собою, так і з видами першої групи. Перша група є ценозоутворювачем трав'яно-чагарничкового ярусу лісу, а друга – об'єднує види-інтродуценти, які займають вільні екологічні ніші і конкурують за них як з видами-ценозоутворювачами, так і одне з одним.

Види з проміжною ценотичною тактикою не були численими. До таких видів можна віднести лише *Carex pilosa*, що в одних лісових асоціаціях є видом-ценозоутворювачем, а в інших – видом-інтродуцентом. Одержаний фактичний матеріал у цілому підтверджує позицію Д. Тільмана [471] про індивідуальний характер міжвидових відносин рослин на противагу думці, яка зводить різноманітність відносин рослин до деякої дифузійної конкуренції взагалі.

Aegopodium podagraria

Asarum europaeum

Stellaria holostea

Polygonatum multiflorum

Glechoma hederacea

Pulmonaria obscura

Lamium maculatum

Urtica dioica

Рис. 9.1. Взаємна асоційованість видів трав'яно-чагарничкового ярусу (на основі ТКД). Нумерація видів на сторінках 335 – 336.

Viola mirabilis

Geum urbanum L.

Carex pilosa

Geranium robertianum L.

Dentaria bulbifera L.

Galium odoratum (L.) Scop.

Orobus vernus L.

Mercurialis perennis L.

Рис. 9.3. Взаємна асоційованість видів трав'яно-чагарничкового ярусу (на основі ТКД). Нумерація видів на сторінках 335 – 336.

Adoxa moschatellina L.

Brachypodium sylvatica (Huds.) Beauv.

Stellaria media (L.) Vill.

Actaea spicata

Рис. 9.4. Взаємна асоційованість видів трав'яно-чагарничкового ярусу (на основі ТКД). Нумерація видів на сторінках 335 – 336.

Розходження у взаємовідносинах видів-ценозоутворювачів і видів-інтродерів ілюструє також і табл. 9.2, на якій показано, що для першої групи видів характерна наявність повного спектру асоційованостей з іншими компонентами угруповання – від сильного відштовхування до сильної

взаємної обумовленості. Види-інтродери, навпаки, відрізняються асоційованостями, що майже цілком перебувають у зоні негативних значень коефіцієнта асоційованості.

Таблиця 9.2

Розподіл видів трав'яно-чагарничкового ярусу на основі асоційованості (індекс ТКД) і частоти трапляння (%)

Категорія видів	Види рослин	Середня характерна частота трапляння, %	Середнє характерне значення ТКД
Ценозоутворювачі	<i>Aegopodium podagraria</i> <i>Asarum europaeum</i> <i>Stellaria holostea</i> <i>Polygonatum multiflorum</i> <i>Glechoma hederacea</i> <i>Pulmonaria obscura</i> <i>Lamium maculatum</i> <i>Urtica dioica</i> <i>Viola mirabilis</i> <i>Geum urbanum</i>	82,8 ± 3,66	-0,028 ± 0,040
Проміжні	<i>Carex pilosa</i> <i>Geranium robertianum</i> <i>Dentaria bulbifera</i>	49,3 ± 0,97	-0,339 ± 0,046
Інтродери	<i>Galium odoratum</i> <i>Orobus vernus</i> <i>Mercurialis perennis</i> <i>Adoxa moschatellina</i> <i>Brachypodium sylvatica</i> <i>Stellaria media</i> <i>Actaea spicata</i>	22,2 ± 7,37	-0,667 ± 0,0278

Збільшення значень індексу асоційованості (рис. 9.5) при підвищенні частоти трапляння можна описати лінією регресії різкого висхідного типу. Вона статистично достовірна для групи рослин трав'яно-чагарничкового ярусу.

Рис. 9.5. Залежність індекса асоційованості ТКД від частоти трапляння (%) у групи рослин трав'яно-чагарничкового ярусу.

Аналогічні закономірності виявляються і під час аналізу асоційованостей вегетативно-рухомих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових масивах Північного Сходу України. До цієї групи увійшли трав'янисті та чагарничкові види рослин, що є найбільш характерними для лісових екосистем регіону проведення досліджень:

1. *Aegopodium podagraria*
2. *Asarum europaeum*
3. *Carex pilosa*
4. *Stellaria holostea*
5. *Convallaria majalis*
6. *Polygonatum odoratum*
7. *Glechoma hederacea*

8. *Luzula pilosa*
9. *Urtica dioica*
10. *Maianthemum bifolium*
11. *Trientalis europaea*
12. *Calluna vulgaris*
13. *Vaccinium myrtillus*
14. *Molinia caerulea*
15. *Calamagrostis epigeios*
16. *Vaccinium vitis-idaea*

Пари видів із статистично недостовірними індексами ТКД не опрацьовувались.

У цьому разі, залежно від типу лісової асоціації видами з позитивною асоційованістю за високої чисельності і трапляння виявилися *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea*, *Carex pilosa* (рис. 9.6. – 9.8.)

Отримала підтвердження помічена раніше Л.А. Кіріковою [130] позитивна асоційованість вересу й брусниці. Через більш бореальний характер і знижене видове багатство в трав'яно-чагарничковому ярусі видами-інтродерами були *Urtica dioica*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Calamagrostis epigeios*.

В регіоні дослідження основними ценозоутворювачами в трав'яно-чагарничковому ярусі були клоноутворюючі рослини: *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, а також *Galium odoratum*, *Polygonatum multiflorum*, *Glechoma hederacea*, *Urtica dioica*. В північній частині регіону досліджень до цих видів додавалися більш бореальні рослини: *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea*, *Carex pilosa*. Конкретний склад ядра ценозоутворюючих домінуючих видів трав'яно-чагарничкового ярусу визначався рослинним фітоценозом.

Aegopodium podagraria

Asarum europaeum

Carex pilosa

Stellaria holostea

Convallaria majalis

Polygonatum odoratum

Glechoma hederacea

Luzula pilosa

Рис. 9.6. Взаємна асоційованість вегетативно-рухомих видів трав'яно-чагарничкового ярусу (на основі ТКД). Нумерація видів на сторінці 342 – 343.

Urtica dioica

Majanthemum bifolium

Trientalis europaeus

Calluna vulgaris

Vaccinium myrtillus

Molinia caerulea

Calamagrostis epigeios

Vaccinium vitis-idaea

Рис. 9.7. Взаємна асоційованість вегетативно-рухомих видів трав'яно-чагарничкового ярусу (на основі ТКД). Нумерація видів на сторінці 342 – 343.

Усі ці види, які переважно є багаторічниками, ніби «консервують» ценозоутворюючі відносини, що складаються протягом кількох років спільного зростання в одному блоці угруповання. Це робить їх найбільш інформативними і при вивченні ценотичних зв'язків у трав'яно-чагарничковому ярусі.

Деталізація взаємовідносин рослин розкривається під час аналізу їх сполученості, результати аналізу якої подані в табл. 9.3. У цілому, частка двозначної сполученості становила 9,5% випадків, негативної – 25,3%, позитивної – 34,2%, нейтральної – 31,0%.

Складна сполученість не виявлена в жодній з пар видів. Загальної закономірності в розподілі типів сполученості між видами з різною ценотичною роллю не було встановлено. Характер відносин видів був завжди індивідуальним. Так, у лісових фітоценозах для *Aegopodium podagraria* були властиві чотири випадки двозначної сполученості, 9 – позитивної, 6 – негативної.

Для *Carex pilosa*: 3 – двозначної, 2 – позитивної, 8 – негативної і 6 – нейтральної. Для *Actaea spicata*: 3 – позитивної, 6 – негативної і 10 – нейтральної. Нейтральна сполученість частіше за все мала місце між видами-інтродуцерами з низьким траплянням.

Для перевірки гіпотези про дифузну конкуренцію як основного контролера чисельності видів у фітоценозах [77], були розглянуті зміни проектного покриття кожного з досліджуваних видів, окремо за градієнтом зміни сумарного проектного покриття живого покриву. Для цього був зібраний досить великий фактичний матеріал щодо змін проектного покриття видів рослин живого надґрунтового покриву лісів.

Досить великий фактичний матеріал щодо змін проектного покриття видів рослин живого надґрунтового покриву лісів дозволив перевірити гіпотезу про дифузну конкуренцію [77] як основний контролер чисельності видів у фітоценозах. Визначали міру реакції досліджуваного виду на загальний фон «Дифузної конкуренції». Виявилось (табл. 9.3), що з 20 видів

лише три (*Dentaria bulbifera*, *Galium odoratum*, *Brachypodium sylvatica*) реагують на дифузний фон трав'яно-чагарничкового ярусу, що чинить на них конкурентний тиск.

Таблиця 9.3

Сполученість основних видів трав'яно-чагарничкового ярусу

Види рослин	Кількість видів з двозначною сполученістю	Кількість видів з негативною сполученістю	Кількість видів з позитивною сполученістю	Кількість видів з нейтральною сполученістю
<i>Aegopodium podagraria</i>	4	6	9	немає
<i>Asarum europaeum</i>	7	3	8	1
<i>Stellaria holostea</i>	3	5	6	5
<i>Polygonatum multiflorum</i>	3	3	10	3
<i>Glechoma hederacea</i>	3	4	8	4
<i>Pulmonaria obscura</i>	6	2	6	5
<i>Lamium maculatum</i>	1	5	9	4
<i>Urtica dioica</i>	2	9	3	5
<i>Viola mirabilis</i>	немає	3	7	9
<i>Geum urbanum</i>	немає	5	7	7
<i>Carex pilosa</i>	3	8	2	6
<i>Geranium robertianum</i>	немає	6	2	11
<i>Dentaria bulbifera</i>	немає	3	11	5
<i>Galium odoratum</i>	1	8	7	3
<i>Orobus vernus</i>	немає	3	7	9
<i>Mercurialis perennis</i>	3	5	7	4
<i>Adoxa moschatellina</i>	немає	6	5	8
<i>Brachypodium sylvatica</i>	немає	4	10	5
<i>Stellaria media</i>	немає	2	3	14
<i>Actaea spicata</i>	немає	6	3	10

Для 75% видів дифузний фон був сприятливо діючим чинником. Для цих 15 видів рослин по мірі збільшення сумарного проектного покриття участь кожного з них зростала. І лише для *Stellaria media* і *Actaea spicata* дифузний фон був нейтральним. Можна зробити висновок про гарну адаптованість видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу до еколого-ценотичних умов нижнього ярусу широколистяного лісу. Виходячи з цього, концепція дифузної конкуренції, для трав'яно-чагарничкового ярусу широколистяних лісів, не знаходить підтвердження. Очевидно, більше мав рацію П. Грабб [428], який стверджував, що в міру вивчення фітоценотичних ефектів починається заміна простих теорій комплексними, які виявляються більш реалістичними й відповідними комплексній природі фітоценозів.

Досить очікувана висока частка позитивних відносин між видами рослин трав'яно-чагарничкового ярусу й у їхньому реагуванні на загальний ценотичний фон (як і в разі парних взаємодій видів живого покриву лісу). Останніми роками дослідники звертали увагу на важливість відносин сприяння. Для ценотичних процесів важливі відносини сприяння, на що звертали увагу багато дослідників [109, 281, 399, 402, 435], і оцінювали вивчення цього типу відносин рослин як «невиправдано зневажену галузь екології».

Отримані результати свідчать про те, що трав'яно-чагарничковий ярус чітко поділявся на дві групи видів (ценозоутворювачі та інтродери), представники яких були пов'язані між собою залежно від видової належності відносинами конкуренції, сприяння або нейтральності. Адаптованість рослин живого надґрунтового покриву до спільного зростання розкривають відносини позитивного типу, які відіграють значну роль у ценотичних зв'язках рослин трав'яно-чагарничкового ярусу.

В роботі Майстера і Пікета [448] стверджується, що види рослин з високою чисельністю формують найбільш істотну мережу асоційованостей. Але реалізується ця закономірність не завжди. Так, види-інтродери, з

переходом угруповання в клімаксовий стан, знижують свою чисельність і трапляння.

Індивідуальний тип відносин характерний для кожної пари видів. Реагування трав'янистих рослин на загальний ценотичний фон трав'яно-чагарничкового ярусу було здебільшого позитивним. Отже, на тлі вираженої едифікаторної дії верхніх ярусів лісових угруповань (дерев і чагарників), відбуваються ценотичні відносини між видами трав'яно-чагарничкового ярусу. Ця своєрідність унікальна і принципово відрізняється від взаємовідносин, які складаються між трав'яно-чагарничковими рослинами лук та степів. Завдяки взаємоадаптації реалізується тенденція до зниження конкуренції, що є наслідком взаємної пригніченості видів. Синекотипами О.М. Синська [297] називала саме такі пари видів.

9.3. Прогноз стану популяцій рослин нижніх ярусів лісових екосистем

Рослинний покрив лісових фітоценозів має складну організацію. Він багаторярусний, характеризується виявленою парцелярною структурою, динамічний і чітко реагує на антропогенні дії. Людська цивілізація вступила в XXI століття в ситуації наростаючої глобальної екологічної кризи. Однією з важливих складових у системі заходів щодо збереження біосфери є розширення площі природно-заповідних територій, що в перспективі мають утворити єдину екологічну мережу планети. Така мережа покликана стабілізувати природне середовище, зберегти рівень біорізноманіття і забезпечити комфортні умови для проживання людей у будь-якому регіоні планети [65, 148, 194].

Останнє десятиліття як в Україні, так в інших країнах світу характеризується зростанням розміру й кількості природно-заповідних територій різних категорій. У 2009 році вийшли з друку нові видання Червоної книги та Зеленої книги України. Території, які відводяться під національні парки, заповідники або заказники, як правило, протягом досить

тривалого часу знаходилися в тому чи іншому господарському користуванні. Такі екосистеми антропогенно трансформовані, і рослинний покрив їх змінений [314]. Після введення режиму охорони та зняття основних антропогенних навантажень на природоохоронних територіях починаються відновні сукцесії. Актуальним науковим завданням є організація моніторингу стану рослинності на будь-якій території, що підлягає охороні, та аналізу одержаної інформації з метою встановлення: а) вихідного рівня антропогенної деградації екосистем, на яких введено режим охорони, б) характеру і темпів відновних сукцесій рослинного покриву, в) можливості формування доантропогенних екосистем на конкретній заповідній території, г) ефективності природоохоронних заходів. Особливо важливий екологічний моніторинг на відновлених природно-заповідних об'єктах.

Загальний моніторинг стану лісових екосистем є одним з центральних завдань як фахівців з лісової екології, так і урядових організацій [207]. Проте такий моніторинг дає відомості лише про загальний стан лісів. Необхідні постійні спостереження за популяціями рослин, що входять до складу лісових екосистем.

Моніторинг стану популяцій – складна наукова проблема, оскільки до цього часу недостатньо вивчені механізми, які забезпечують збереження популяцій упродовж досить тривалих періодів. Часто моніторинг у його сучасній реалізації обмежують лише оцінкою рівня стійкості популяції, який пов'язують лише з кількістю особин у ній. Однак у визначенні стійкості існує багато нюансів. Часто використовують стійкість у розумінні Лагранжа як відносну постійність чисельності популяції. Проте ці та аналогічні визначення (Ляпунова, Холлінга, Флейшмана) недостатні, оскільки спираються на суто зовнішній вияв популяційного життя рослин.

Для стійкого існування популяції необхідна не лише підтримка певного рівня чисельності, але обов'язкова наявність кругообігу поколінь і достатнього рівня віталітету основної частини особин популяції. Ці показники розкриваються лише в процесі аналізу онтогенетичної і

віталітетної структур популяції. Подібні міркування є актуальним й щодо визначення Р. Мак-Артуром і Р. Левинсом мінімальної життєздатності популяції як деякого її «мінімального розміру». Сучасні дані про життя популяцій дедалі більше знаходяться в протиріччі з такою спрощеною оцінкою їх стійкості.

Головна загроза для фітопопуляцій – це гомогенізація місцезростань. У зв'язку з цим доводиться однозначно оцінювати діяльність людини, і в першу чергу сільськогосподарське виробництво. Нині 80% усіх продуктів рослинництва дають всього п'ять культур: пшениця, рис, кукурудза, соя і цукрова тростина. Вони, відповідно, як монокультури займають основні площі агросфери планети, що визначає гомогенізованість величезних ландшафтів і територій. Розвиток монокультурного сільського господарства призводить до різкого падіння різноманітності особин у популяціях і до ідентичності різних популяцій одного виду рослини, а зрештою – до зменшення генетичної різноманітності. Якщо до цього додати використання практично всієї доступної площі лук під сінокоси і пасовища та заміщення природних лісів культивованими, швидко зростаючими деревними породами, то викликана цими чинникам втрата біорізноманітності на всіх його рівнях справедливо сприймається як катастрофічна. У лісовій зоні фрагментація лісів є однією з важливих чинників випадіння з лісових ценозів рідкісних видів рослин.

Моніторинг стану фітопопуляцій на основі комплексної концепції їх стійкості може бути ефективним лише в разі, якщо оцінюються не лише чисельність, а й обов'язково онтогенетична та віталітетна структура популяції, а для значної кількості видів рослин ще й гендерна структура. Навіть при цьому моніторингові матеріали можуть виявитися мало надійними за відсутності інформації про характер взаємовідносин цієї популяції з іншими видами екосистеми й інформації про почасові тренди динаміки [206].

Зазначене свідчить про те, що, не маючи фітопопуляційних знань, не можна вирішити проблем збереження стійкості великих екосистем і біосфери планети в цілому. Не можна їх вирішити і без розуміння процесів, що відбуваються в конкретному біомі, у межах якого існує ця популяція. За образним висловлюванням Г.С. Розенберга, «ніхто не гине самотійно». Випадання одного виду з харчових ланцюгів і енергетичних потоків цього біома не може не стосуватися інших видів.

Охорона рослинного покриву при всіх досягненнях як в інших країнах Європи, так і в Україні має свої негативні особливості. Вона орієнтована передусім на збереження рідкісних видів рослин і рідкісних рослинних угруповань. Однак, очевидно, що загальна стабільність рослинного покриву будь-якої території визначається стійкістю ценозоутворюючих і масових видів рослин. На наш погляд, ці об'єкти є не менш важливими, ніж рідкісні і зникаючі види. Вони повинні тією самою мірою заноситися до системи фітомоніторингу з відстежуванням їх стану і динаміки. Нами запропонована й реалізується схема моніторингу трав'янистих і чагарничкових рослин живого надґрунтового покриву (рис. 9.9).

Рис. 9.9. Категорії та параметри фітомоніторингу.

Як бачимо зі схеми, наведеної на рис. 9.9, можна виділити чотири основних категорії фітомоніторингу, що відрізняються за параметрами й чутливістю у відношенні рівня антропогенної трансформації території. Перша категорія моніторингу заснована на реєстрації наявності або відсутності певних видів рослин. Оскільки повне випадання видів з угруповань реєструється лише за чітко виявлених трансформацій екосистем, такий моніторинг дозволяє виявляти й оцінювати лише останні ступені антропогенної деградації ценозів. У другій категорії як критерій обрано зміни в чисельності видів рослин, що дає можливість враховувати й антропогенні зміни. Ще більш чутлива й інформативна третя категорія моніторингу – фітопопуляційний моніторинг, що реєструє віковий і віталітетний стан популяцій рослин-індикаторів. Ця категорія фітомоніторингу найбільш доступна для реалізації на природно-заповідних територіях. Четверта категорія моніторингу, яка ґрунтується на урахуванні тонких біохімічних і метаболічних процесів, дозволяє реєструвати досить незначні антропогенні впливи, але вона складна в реалізації.

Під час фітопопуляційного моніторингу, в першу чергу, слід враховувати стан популяцій ценозоутворюючих видів рослин. Такий моніторинг бажаний і для рідкісних видів рослин, що охороняються у даному заповіднику, заказнику або національному парку. Фітопопуляційний моніторинг спирається на різнобічну інформацію. Стан популяцій рослин насамперед добре розкривається їхнім віковим спектром, що враховує співвідношення в популяціях особин різного вікового стану. Однак у фітоценозах, близьких до клімаксового стану, як показує аналіз численних літературних даних, популяції мають нормальний віковий спектр. Тому необхідно враховувати й оцінку віталітетної структури популяцій, що розкриває співвідношення в популяціях особин різного рівня життєздатності. Віталітетний аналіз є найбільш тонким механізмом виявлення стану популяцій, а отже, якості природного середовища.

Для встановлення стану популяцій до моменту введення режиму заповідності і формулювання «точки відліку» у стані фітобіоти нами з 1999 року розпочато фітопопуляційний моніторинг основних ценозоутворюючих видів трав'яно-чагарничкових рослин, що домінують у нижньому ярусі найбільш поширених тут дубових і соснових лісів національного природного парку «Деснянсько-Старогутський», який розташований в північно-східній частині України [139, 235, 320]. Об'єктами для детального моніторингу були обрані: копитняк європейський, яглиця звичайна, зірочник ланцетоподібний, осока волосиста, брусниця, чорниця, верес звичайний. Дані цього моніторингу є вихідними для відстеження подальшої динаміки структури популяцій видів живого надґрунтового покриву. Повторний моніторинг було здійснено через 10 років, тобто у 2009 – 2010 роках. Моніторингом охоплено характерні види рослин нижніх ярусів лісів Північного Сходу України.

На підставі результатів фітомоніторингу були розраховані *Index aetas* та *Index generative* популяцій за розробленими нами формулами, індекси дельта й омега за Л.А. Животовським [93]. Онтогенетичні типи популяцій визначалися за Т.А. Работновим і Л.А. Животовським, індекс якості популяцій *Q* і віталітетний тип популяції – за Ю.А. Злобіним [112].

Розглянемо основні параметри популяцій рослин, що вивчаються.

Популяції *Asarum europaeum* найбільш характерні для дубових, соснових та кленово-дубових субформацій (табл. 9.4). За онтогенетичним типом вони нормальні і перехідні від зрілих до старіючих. Тому в усіх трьох популяціях досить висока генеративність (від 33 до 46%). За віталітетним типом одна популяція процвітаюча (в асоціації *Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)* – *asaroso (europaei) convallariosum (majalis)*), дві інші – рівноважні.

Популяції *Aegopodium podagraria* широко представлені в різних фітоценозах лісових масивів Північного Сходу України, але найбільш характерні вони для дубових та соснових асоціацій (табл. 9.5). Усі популяції *Aegopodium podagraria* за онтогенетичним типом є нормальними, молодими. У них невисока генеративність (7 – 12%). За віталітетом вони у двох

випадках рівноважні, в одній асоціації – популяція *Aegopodium podagraria* процвітаюча.

Таблиця 9.4

Особливості популяційної структури *Asarum europaeum*

Асоціації	Параметри онтогенетичної структури популяції				Параметри віталітетної структури популяції	
	I _{aet}	I _{gen}	Д/щ	тип популяції	Q	тип популяції
Quercetum (roboris) coryloso (avellanae) – asaroso (europaei) convallariosum (majalis)	0,60± 0,012	46,0± 1,32	0,35/0,36	Нормальна Перехідна	0,35	Процвітаюча
Querceto (roboris) – Pinetum (sylvestris) convallarioso (majalis) – vaccinosum (myrtilli)	0,65± 0,023	33,3± 1,06	0,39/0,54	Нормальна Перехідна	0,28	Рівноважна
Pinetum (sylvestris) coryloso (avellanae) – vaccinosum (myrtilli)	0,53± 0,016	37,3± 1,18	0,35/0,54	Нормальна Перехідна	0,32	Рівноважна

Таблиця 9.5

Особливості популяційної структури *Aegopodium podagraria*

Асоціації	Параметри онтогенетичної структури популяції				Параметри віталітетної структури популяції	
	I _{aet}	I _{gen}	Д/щ	тип популяції	Q	тип популяції
Quercetum (roboris) caricoso (pilosae) – aegopodiosum (podagrariae)	0,30± 0,012	7,0± 0,27	0,30/0,45	Нормальна Молода	0,23	Рівноважна
Querceto (roboris) – Pinetum (sylvestris) convallarioso (majalis) – vaccinosum (myrtilli)	0,28± 0,004	11,0± 0,36	0,29/0,47	Нормальна Молода	0,39	Процвітаюча
Pinetum (sylvestris) coryloso (avellanae) – vaccinosum (myrtilli)	0,36± 0,014	12,0± 0,44	0,33/0,48	Нормальна Молода	0,26	Рівноважна

Особливості популяцій *Stellaria holostea* наведені в табл. 9.6. Очевидно, що всі три вивчені популяції є нормальними, перехідними від зрілих до старіючих. Про це свідчать високі значення Index generative та Index aetas цих популяцій. Віталітет усіх трьох популяцій різний. Найбільш високий індекс Q в популяції в асоціації Querceto (roboris) – Pinetum (sylvestris) vaccinosum (myrtilli).

Популяції *Carex pilosa* були вивчені в трьох типах лісу (табл. 9.7). Усі вони за онтогенетичною структурою були нормальними і перехідними від зрілих до старіючих (за термінологією Л.А. Животовського). За віталітетною структурою вони були рівноважними або процвітаючими (популяція *Carex pilosa* в асоціації Querceto (roboris) – Pinetum (sylvestris) convallarioso (majalis) – vaccinosum (myrtilli)). Для всіх популяцій був характерний високий Index generative (від 37 до 60%).

Таблиця 9.6

Особливості популяційної структури *Stellaria holostea*

Асоціації	Параметри онтогенетичної структури популяції				Параметри віталітетної структури популяції	
	I _{aet}	I _{gen}	Д/щ	тип популяції	Q	тип популяції
Querceto (roboris) – Pinetum (sylvestris) convallarioso (majalis) – vaccinosum (myrtilli)	0,63± 0,014	44,0± 1,22	0,39/0,61	Нормальна Перехідна	0,27	Рівноважна
Quercetum (roboris) coryloso (avellanae) – asaroso (europaei) convallariosum (majalis)	0,62± 0,021	24,0± 1,01	0,40/0,53	Нормальна Перехідна	0,15	Депресивна
Querceto (roboris) – Pinetum (sylvestris) vaccinosum (myrtilli)	1,82± 0,019	56,3± 1,85	0,49/0,65	Нормальна Перехідна	0,37	Процвітаюча

У табл. 9.8 наведені параметри онтогенетичної та віталітетної структури популяцій *Vaccinium vitis-idaea*. В усіх вивчених асоціаціях, де проводилося дослідження популяцій цього виду, вони мають низьку віковість

і низьку генеративність, тому класифікуються як молоді, нормальні. Однак віталітет у них різний. Процвітаючі популяції зареєстровані в асоціаціях Querceto (roboris) – Pinetum (sylvestris) convallarioso (majalis) – vaccinosum (myrtilli). Депресивна популяція – в асоціації Pinetum (sylvestris) hylocomioso – vaccinosum (myrtilli).

Таблиця 9.7

Особливості популяційної структури *Carex pilosa*

Асоціації	Параметри онтогенетичної структури популяції				Параметри віталітетної структури популяції	
	I _{aet}	I _{gen}	Д/щ	тип популяції	Q	тип популяції
Quercetum (roboris)coryloso (avellanae) – convallariosum (majalis)	0,79± 0,027	37,0± 1,18	0,43/0,59	Нормальна Перехідна	0,26	Рівноважна
Quercetum (roboris) coryloso (avellanae) – asaroso (europaei) convallariosum (majalis)	0,94± 0,031	46,0± 1,93	0,45/0,64	Нормальна Перехідна	0,28	Рівноважна
Querceto (roboris) – Pinetum (sylvestris) convallarioso (majalis) – vaccinosum (myrtilli)	1,0± 0,042	60,0± 2,79	0,43/0,65	Нормальна Перехідна	0,35	Процвітаюча

Детальне вивчення популяцій *Vaccinium myrtillus* в умовах Північного Сходу України було проведене в різних асоціаціях (табл. 9.9). За онтогенетичним типом, у розумінні Т.О. Работнова, вони всі нормальні, за термінологією Л.А. Животовського, варіюють від перехідних до молодих. Також значно варіює й віталітет цих популяцій (коефіцієнт Q лежить в діапазоні 0,12 – 0,39, а віталітетний тип популяції – від депресивного до процвітаючого). Значною мірою змінюється залежно від типу лісу й генеративність цих популяцій.

Особливості популяційної структури *Vaccinium vitis-idaea*

Асоціації	Параметри онтогенетичної структури популяції				Параметри віталітетної структури популяції	
	I _{aet}	I _{gen}	Д/щ	тип популяції	Q	тип популяції
Querceto (roboris) – Pinetum (sylvestris) convallarioso (majalis) – vaccinosum (myrtilli)	0,32± 0,010	12,0± 0,45	0,30/0,47	Нормальна Молода	0,34	Процвітаюча
Betuleto (pendulae) – Pinetum (sylvestris) vaccinosum (myrtilli)	0,29± 0,011	5,0± 0,22	0,29/0,44	Нормальна Молода	0,28	Рівноважна
Pinetum (sylvestris) hylocomioso – vaccinosum (myrtilli)	0,20± 0,001	1,0± 0,03	0,25/0,42	Нормальна Молода	0,12	Депресивна

Таблиця 9.9

Особливості популяційної структури *Vaccinium myrtillus*

Асоціації	Параметри онтогенетичної структури популяції				Параметри віталітетної структури популяції	
	I _{aet}	I _{gen}	Д/щ	тип популяції	Q	тип популяції
Pinetum (sylvestris) vaccinosum (myrtilli)	0,75± 0,024	27,0± 1,05	0,39/0,65	Нормальна Перехідна	0,39	Процвітаюча
Pinetum (sylvestris) hylocomioso – vaccinosum (myrtilli)	0,58± 0,012	18,0± 0,68	0,40/0,51	Нормальна Перехідна	0,12	Депресивна
Betuleto (pendulae) – Pinetum (sylvestris) molinoso (caeruleae) – vaccinosum (myrtilli)	0,31± 0,011	32,0± 0,98	0,30/0,56	Нормальна Перехідна	0,28	Рівноважна

Популяції *Calluna vulgaris* зафіксовано в соснових і сосново-листяних типах лісу (табл. 9.10). Це завжди молоді популяції з Index aetas 0,09 – 0,11 і з низькою генеративністю. Їх можна класифікувати за онтогенетичною структурою як молоді, нормальні популяції. Дві з вивчених популяцій за

віталітетним типом є рівноважними, а одна (в асоціації *Querceto (roboris) – Pinetum (sylvestris) convallarioso (majalis) – vaccinosum (myrtilli)*) – процвітаюча. В основному *Calluna vulgaris* приурочений до досить світлих лісових масивів з низькою зімкнутістю деревостану.

Таблиця 9.10

Особливості популяційної структури *Calluna vulgaris*

Асоціації	Параметри онтогенетичної структури популяції				Параметри віталітетної структури популяції	
	I _{aet}	I _{gen}	Д/щ	Тип популяції	Q	Тип популяції
<i>Betuleto (pendulae) – Pinetum (sylvestris) molinoso (caeruleae) – vaccinosum (myrtilli)</i>	0,09± 0,003	6,0± 0,27	0,19/0,45	Нормальна Молода	0,27	Рівноважна
<i>Pinetum (sylvestris) callunoso (vulgaris) – hylacomiosum</i>	0,16± 0,006	5,0± 0,19	0,23/0,45	Нормальна Молода	0,25	Рівноважна
<i>Querceto (roboris) – Pinetum (sylvestris) convallarioso (majalis) – vaccinosum (myrtilli)</i>	0,11± 0,004	4,0± 0,13	0,20/0,44	Нормальна Молода	0,36	Процвітаюча

У цілому, матеріали, наведені в табл. 9.4 – 9.10, свідчать про те, що, як правило, за віковим складом популяції досліджуваних видів неповночленні й здебільшого нормального структурного типу з переважанням віргінільних особин і досить високою часткою генеративних особин (особливо в осоки волосистої та чорниці і в деяких асоціаціях у зірочника ланцетоподібного і копитняка європейського). За віталітетним складом з вивчених популяцій 37% становили процвітаючі, 48% – рівноважні і тільки 14% – депресивні.

У цілому це свідчить про достатню стійкість популяцій вегетативно-рухомих рослин нижніх ярусів лісу і дозволяє припускати успішний хід відновлювальної сукцесії в основних лісових фітоценозах Північного Сходу України.

Відмінності в стані популяцій вивчених лісових трав і чагарничків, встановлені в різних синтаксонах, безперечно, пов'язані з характером дії деревної породи на нижні яруси і на ґрунт лісового угруповання. Хвойні деревні породи (сосна, ялина) містять у хвої велику кількість поліфенолів і хімічно впливають на ґрунт і рослини живого надґрунтового покриву. Одночасно як вічнозелені деревні породи вони упродовж року перехоплюють атмосферні забруднення. Листяні деревні породи завдяки щорічному опаді листя створюють потужний шар лісової підстилки, що змінює умови для зростання й відновлення трав і чагарничків. Однак очищувальна дія в них виявляється лише в літні місяці [416].

Отже, фітопопуляційний моніторинг є однією з важливих складових у стійкому збереженні та відновленні біоти в лісових масивах Північного Сходу України.

9.4. Прогнозування розвитку популяцій

Питання прогнозування розвитку біосистем на основі різного типу моделей здавна привертають увагу дослідників [193, 282, 302 та ін.], зважаючи на їхню величезну практичну значущість. У зв'язку з цим, для прогнозування біосистем було запропоновано значну кількість різних підходів і методів [76, 139, 271 та ін.]. В сукцесіях фітоценозів і динаміці популяцій дедалі більшого значення надається активній взаємодії видів рослин, що знаходяться на одному трофічному рівні [303]. Неконкурентно слабкі види витісняються з угруповань більш потужними видами. Така суть відцентрованої моделі Кедді [438]. Ю.А. Злобіним були сформульовані теоретичні основи моделювання популяційних процесів, окремого випадку загального моделювання біосистем [108]. Популяції одночасно виступають в якості і автономних генетичних систем, і частини ценотичної системи. Саме в цьому проявляються принципові особливості популяцій. Тому при моделюванні популяційних процесів варто враховувати наступні популяційні параметри: своєрідність життєвої стратегії, яка реалізується цією

популяцією; гетерогенність складу популяції; репродуктивний процес і його стан в популяції; ценотичні зв'язки популяції.

При моделюванні необхідно враховувати своєрідність популяційних процесів багаторічних трав і чагарничків трав'яно-чагарничкового ярусу. У багаторічників, які становлять основу трав'яно-чагарничкового ярусу, покоління накладаються один на одного і в популяції одночасно наявні особини різних вікових станів. На відміну від цього, в однорічників весь онтогенез укладається в один вегетаційний період, тому особливості структури популяції охоплюють одне покоління. Від покоління до покоління, тобто від року до року, можливі як випадкові флуктуації, так і закономірні зміни чисельності рослин у популяції і їх стани [409].

За істотного спрощення популяційних процесів чисельність особин у популяції можна визначати за простою моделлю [476]

$$N_{n+1} = N + B + D + I - E$$

де N – чисельність особин в популяції;

B – число особин, що знову з'являються, із створених самою популяцією діаспор;

D – кількість відмерлих особин;

I – імміграція діаспор;

E – еміграція діаспор.

Проте реалізація цієї моделі для видів рослин, що розмножуються переважно вегетативно, не проста, і методика її залишається не розробленою. У клонових рослин динаміка популяції визначається співвідношенням раметів, що з'являються та відмирають [429].

Метод, заснований на марківських процесах, є одним із найбільш ефективних методів моделювання популяційних процесів [473]. Він базується на уявленні про динаміку популяції як закономірний упорядкований процес, у якому можна оцінити ймовірність переходу популяції з одного стану в інший. За умови використання марківських моделей необхідна наступна інформація: опис дискретних станів (віковий і

віталітетний), у яких можуть знаходитися особини рослин як елементи, що складають популяцію, дані про ймовірність переходу особин рослин з одного стану в інший. Труднощів при застосуванні методу не виникає. Основна вимога забезпечується – вікові та віталітетні стани рослин за методом їх визначення є дискретними і поділяються на 10–11 і 3 градації відповідно.

Проте, прогностична здатність більшості складних абстрактних моделей досить низька. Я.П. Дідух [80] у зв'язку з цим справедливо зауважував, що «результат створення теоретичних моделей і управління ними не виправдав себе» і що «перспективним є інший шлях дослідження – від встановлення залежностей між компонентами екосистем на основі конкретних результатів до їх моделювання». Саме цей напрям досліджень реалізується в нашій роботі.

Для розроблення прогностичних моделей використано метод множинного регресійного аналізу у формі лінійних моделей, які досить точно розкривають зв'язки компонентів фітоценозу і дозволяють встановлювати загальні тенденції розвитку конкретних популяцій рослин. Сам процес складається з двох етапів: 1) виявлення основних ценотичних залежностей популяцій клоноутворювальних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу і 2) розроблення на їх основі прогнозів стану популяцій на найближчі десятиріччя.

За основу взяті дві параметри, що якнайповніше розкривають загальний статус. Це два індекси – індекс якості популяцій Q (характеризує віталітетну структуру популяцій), $Index\ aetas$ (відображає співвідношення процесів відновлення й старіння в популяції)

З'ясували, що на стан популяцій вивчених видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу найбільший вплив мають абсолютний вік деревостану і міра його зімкнутості. На основі узагальнення матеріалу щодо всіх модельних видів рослин і лісових фітоценозів, до яких вони приурочені, виявлено системи часткових залежностей, які відповідають рівнянням множинної лінійної регресії вигляду:

$$Q = -0,128 - 0,0636 \text{ CLOSE} + 0,008 \text{ AGE}$$

i

$$I_{\text{aet}} = 4,216 + 0,327 \text{ CLOSE} - 0,025 \text{ AGE}$$

Знаючи, що вік деревостану – це природний параметр шкали часу, що збільшується на одиницю кожний календарний рік, тоді як зімкнутість при цьому збільшується на 0,007 одиниці, можна передбачити загальну тенденцію зміни структури популяцій клоноутворюючих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу. Таким чином можна розрахувати як віталітет популяцій Q, так і їх I_{aet} для будь-якого сполучення віку деревостану і його зімкнутості.

Загальна тенденція динаміки розвитку популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу, виявлена на основі наведених вище рівнянь, розкриває поліпшення віталітетної структури популяцій, на найближчі десятиріччя, з їх переходом за станами віталітету від депресивних популяцій до рівноважних і потім до процвітаючих. В популяції посилюватимуться процеси омолодження і відновлення: індекс віталітетної структури популяцій Q має виявлену тенденцію до збільшення, одночасно як загальну тенденцію в динаміці популяцій можна прогнозувати зниження значення I_{aet} .

На загальну картину тенденцій в змінах структури популяцій також накладається індивідуальна екологічна реакція конкретних видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу на зміну лісового екологічного середовища. Індивідуальність реакції реагування на збільшення календарного віку деревостану та змін у його зімкнутості, а також неоднакова тіншовитривалість і стійкість до кореневої конкуренції з деревостаном різних видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу, зумовили індивідуальний підхід при проведенні прогнозування стану популяцій на найближчі десятиріччя. Для кожної з модельних рослин і для кожного лісового фітоценозу, на основі індивідуальних рівнянь криволінійної квадратичної регресії залежності індексів Q і I_{aet} від віку деревостану та його зімкнутості, зроблені прогнози стану популяцій. Отримана на основі фактичних даних і використана для

розрахунку система лінійних регресійних рівнянь виконана для кожного з модельних видів рослин окремо (Додаток Ж).

Алгоритм розрахунків зводився до наступного: а) на підставі рівняння регресії розраховувалися напрям і абсолютна зміна значення індексу Q для періоду часу $n + 10$ років, тобто при збільшенні календарного віку деревостану на 10 років, б) обчислювався напрямок і зміна індексу Q_t при зростанні зімкнутості деревостану на 0,07 одиниць, що дорівнює збільшенню календарного віку деревостану на 10 років, в) визначалася підсумкова прогнозована зміна індексу Q за період $n + 10$ років, г) аналогічно здійснювалося прогнозування значення індексу Q і за періоди $n + 20$ і $n + 30$ років. Обчислення підсумкових прогнозованих змін за шкалою часу значень I_{aet} популяцій проводилося в аналогічний спосіб [139].

В результаті отримали прогнозні значення індексів Q і I_{aet} (Додаток З). Також зробили прогноз життєздатності популяцій на основі їх віталітетного стану (рис. 9.10 – 9.16.) Але на стан популяцій досліджуваних видів, окрім врахованих ознак віку деревостану та його зімкненості, впливатиме низка наступних факторів, врахувати які неможливо в нашому дослідженні: а) ценотичні відносини видів клоноутворюючих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу з іншими видами лісових ценозів, що знаходяться в одному ярусі з ними; б) зміни екологічного режиму в лісових фітоценозах, викликані погодними флюктуаційними коливаннями метеорологічних факторів та їх багаторічними трендами; в) дотримання режиму лісокористування; г) вплив на трав'яно-чагарничковий ярус у лісових масивах Північного Сходу України динамічних змін чисельності та видового складу різноманітних груп тварин-фітофагів.

Рис. 9.10. Прогнозування життєздатності популяцій *Asarum europaeum* на основі їх віталітетного стану у вивчених субформаціях: 1 – *Querceta roboris*; 2 – *Pineta sylvestris*; 3 – *Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)*.

Рис. 9.11. Прогнозування життєздатності популяцій *Aegopodium podagraria* на основі їх віталітетного стану у вивчених субформаціях: 1 – *Querceta roboris*; 2 – *Pineta sylvestris*; 3 – *Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)*.

Рис. 9.12. Прогнозування життєздатності популяцій *Stellaria holostea* на основі їх віталітетного стану у вивчених субформаціях: 1 – Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris); 2 – Betuleta pendulae; 3 – Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris).

Рис. 9.13. Прогнозування життєздатності популяцій *Carex pilosa* на основі їх віталітетного стану у вивчених субформаціях: 1 – *Betuleta pendulae*; 2 – *Querceta roboris*; 3 – *Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris)*.

Рис. 9.14. Прогнозування життєздатності популяцій *Vaccinium vitis-idaea* на основі їх віталітетного стану у вивчених групах асоціацій: 1 – *Pineta (sylvestris) moliniosa (caeruleae)*; 2 – *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*; 3 – *Pineta (sylvestris) hylocomiosa*.

Рис. 9.15. Прогнозування життєздатності популяцій *Vaccinium myrtillus* на основі їх віталітетного стану у вивчених групах асоціацій: 1 – *Pineta (sylvestris) hylocomiosa*; 2 – *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*; 3 – *Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*.

Рис. 9.16. Прогнозування життєздатності популяцій *Calluna vulgaris* на основі їх віталітетного стану у вивчених субформаціях: 1 – Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris); 2 – Pineta sylvestris; 3 – Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris).

Asarum europaeum. Прогноз розвитку популяцій здійснений на наступні 30 років. Можна очікувати перехід рівноважних популяцій в процвітаючі. Копитняк – рослина високої тіньовитривалості. В умовах підвищення віку деревостану і збільшення зімкнутості деревного покриву він, безперечно, отримає перевагу над іншими видами рослин трав'яно-чагарничкового ярусу. На зміну панівним нині процесам старіння в субформації Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris) прийдуть процеси відновлення. В популяції стануть домінувати догенеративні парціальні кущі. При цьому в субформаціях Pineta sylvestris і Querceta roboris збережеться інвазійний характер популяцій копитняка.

Aegopodium podagraria. Прогнозується підвищення рівня віталітету в усіх вивчених субформаціях популяції яглиці. Але за градієнтом часу такі зміни відбуватимуться не одночасно: швидше в субформації Pineta sylvestris, і найповільніше – в субформації Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris). Виявлена тенденція до появи нових парціальних кущів *Aegopodium podagraria* догенеративного стану з їх переважанням в субформаціях Pineta sylvestris і Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris).

Stellaria holostea. Віталітетна структура популяцій зірочника в лісових масивах Північного Сходу України на початку проведення досліджень відповідає низьким значенням індексу Q. Прогнозується більш контрастне виявлення депресивного стану популяцій. Популяції з субформацій Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris) і Tiliето (cordatae) – Querceta (roboris) посилять свій інвазійний характер, тоді як в популяції зірочника із субформації Betuleta pendulae збережеться переважання старих генеративних і субсенільних парціальних кущів. При цьому матиме місце і омолодження останньої популяції із незначним збільшенням в ній частки догенеративних рослин.

Carex pilosa. Чітко виявлене підвищення рівня віталітету усіх трьох популяцій. Більш радикально процес буде виявлений в субформаціях Querceta roboris і Tiliето (cordatae) – Querceta (roboris). Разом з цим

прогнозується швидке омолодження усіх трьох популяцій осоки. Зміни матимуть місце вже протягом наступних десяти років.

Vaccinium vitis-idaea. Прогноз розвитку популяцій показав, що протягом наступних 30 років спостерігатиметься тенденція до поліпшення віталітетної структури популяцій брусниці. В групі асоціацій *Pineta (sylvestris) moliniosa (caeruleae)* перехід популяцій за категоріями якості від депресивних до рівноважних, від рівноважних до процвітаючих відбуватиметься найшвидше. Інтенсивне омолодження популяцій також матиме місце.

Vaccinium myrtillus. Для всіх популяцій чорниці виявлені тенденції до процвітаючих. Ліси-чорничники, очевидно, прогресивно розвиватимуться на території Північного Сходу України. Одночасно відбуватиметься омолодження популяцій чорниці. Має місце перспектива зниження в популяціях старих генеративних і сенільних парціальних кущів чорниці при одночасному зростанні поновлювальних процесів.

Calluna vulgaris. Саме для цього виду прогноз стану популяцій має виражено негативні риси. Можна очікувати, що в міру старіння й зімкнення деревостанів якість популяцій вересу швидко падатиме. Такі прогнози зроблені на основі прогнозних моделей популяцій вересу і з урахуванням його світлочутливості. Старі рослини з популяцій випадатимуть, а переважання в них догенеративних особин надасть популяціям вересу, що збереглися, різко виявлений характер інвазійних. Можливе й повне випадання популяцій вересу з розглянутої групи лісових субформацій.

Лінійні рівняння, які використовувались для прогнозу динаміки популяцій рослин на період до 30 років, наведені в Додатку Е. Для виявлення реальних трендів змін у стані популяцій клоноутворюючих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу, перевірки і уточнення зроблених прогнозів їх динаміки необхідна організація в умовах Північного Сходу України постійного фітопопуляційного моніторингу [139]. Моніторинг фітопопуляцій домінуючих у трав'яно-чагарничковому ярусі видів може здійснюватися

шляхом спостережень на постійних пробних ділянках, спеціально виділених з цією метою, один раз на 2 – 3 роки способом загального популяційного скринінгу в основних типах лісових масивів Північного Сходу України і в прилеглих лісових екосистемах. Встановлення основних популяційних параметрів, а також оцінка стану росту та формоутворення модельних видів рослин мають складати основу моніторингу і скринінгу. Для того, щоб виявити основні тенденції динаміки популяцій на різних фонах родючості ґрунту й гідрологічного режиму території, популяції видів мають обстежуватися в досить широкому діапазоні умов.

РОЗДІЛ 10

ПРИНЦИПИ ВИКОРИСТАННЯ РОСЛИННИХ РЕСУРСІВ ЛІСОВИХ
УГРУПОВАНЬ, ЗАХОДИ ОХОРОНИ ТА ПІДТРИМКИ**10.1. Екологічна оптимізація користування ресурсами лісових екосистем**

Лісові екосистеми України представляють значну державну цінність. Вони є джерелом багатьох економічних вигод і одночасно виступають як екологічний стабілізатор території всієї держави. Значущість лісів для України посилюється їх нерівномірним розподілом. Всього в Україні лісів 9490,9 тисяч га. Але зосереджені вони в основному в двох регіонах: 42% в Карпатах і 28,6% – в Поліссі. У Сумській області лісів 403,8 тисяч га, що складає 17% її території [382]. Тому для Північного Сходу України користування лісами на основі принципів їх самозбереження і екологічної оптимізації особливо важливе.

Як було показано вище, ключові види рослин трав'яно-чагарничкового ярусу Північного Сходу України, а в першу чергу це вегетативно-рухомі види, визначають структурно-функціональні властивості лісів і тим самим є важливим чинником стабілізації і самопідтримки лісових багатоярусних екосистем.

В цілому, користування лісами має величезні масштаби. Світовий об'єм ринку продукції з деревини оцінюється приблизно в 300 млрд. доларів за рік. Щорічно на нашій планеті зникають 13 млн. га лісу. Об'єми вирубки лісів в Україні також більші за екологічні ліміти. В процесі різноманітного користування лісами значну негативну дію відчуває не тільки деревостан, але і всі види рослин живого надґрунтового покриву лісів.

Користування лісовими екосистемами носить комплексний характер. Провідну роль відграє вирубка деревостану для отримання деревини. Вона підрозділяється на кілька видів. В першу чергу це рубки головного користування, коли вирубується весь стиглий деревостан. Передбачається,

що після такої рубки територія займається під лісовідновлювальні роботи. Інший вид – це рубки проміжного користування, які полягають в частковій вирубці певних видів деревних порід для створення сприятливих умов для росту головних порід. Третім видом вирубки дерев є санітарні рубки, при яких проводиться видалення сухих і фаутих дерев.

Будь-які з цих видів рубок, залежно від прийнятої технології, ведуть до порушень живого надґрунтового покриву. Сучасна механізація лісозаготівельних робіт часом повністю знищує до 2/3 рослин трав'яно-чагарничкового ярусу і додатково змінює мікрорельєф поверхні ґрунту. Екологічна оптимізація цих видів використання лісових екосистем в регіоні дослідження є актуальним і першочерговим завданням.

Крім основного користування, ліси на Північному Сході України є місцем так званого побічного користування. У цю категорію входять: а) сінокосіння, б) випас сільськогосподарських тварин, в) збір ягід, грибів, квітів населенням, г) збір лікарської і технічної сировини населенням для комерційних або особистих цілей, д) збір лісової підстилки і моху, е) рекреація ж) спортивне і промислове полювання та багато іншого [353]. На XI Всесвітньому лісовому конгресі, що відбувся в Туреччині в 1997 р., була відмічена велика роль, яку грає недеревна продукція лісу в економіці сільської місцевості як в розвинених країнах, так і таких, що розвиваються, включаючи національну продовольчу безпеку, забезпечення засобів існування, доходів і зайнятості населення. Має велике значення побічне користування лісовими ресурсами і для населення північно-східної частини України.

Інтенсивність користування побічними ресурсами лісів в регіоні Північного Сходу України дуже висока. По загальному економічному ефекту і за вартістю реалізованої продукції, побічне користування досягає або навіть перевищує дохід від головного користування деревиною лісових порід. Але одночасне побічне користування і вирубки лісу наносять істотні

пошкодження живому надґрунтовому покриву лісів. Вони часто навіть більше, ніж прості рубки деревостану.

Залежно від форми побічного користування, воно по різному впливає на ключові види трав'яно-чагарничкового ярусу, але найчастіше відмічається негативна дія. Розрізняють наступні форми побічного використання: пряме вилучення окремих особин рослин, витоптування живого надґрунтового покриву, пошкодження рослин при випасі худоби, ущільнення ґрунту з погіршенням аерації і підвищенням розміру поверхневого стоку, поява ділянок повністю позбавлених живого покриву, впровадження інвазійних видів рослин (пратантів, палюдантів, бур'янів і тому подібне), зниження чисельності комах-запилювачів і тварин, які сприяють розповсюдженню діаспор рослин трав'яно-чагарничкового ярусу.

Особливо слід з цих форм антропогенної дії на лісові екосистеми виділити по потужності негативної дії випас великої рогатої худоби і кіз, збір ягід і рекреацію.

У регіоні Північного Сходу України до 10% лісових площ використовується для сінокосіння, яке забезпечує грубим кормом худобу. Непомірний і нерегульований випас худоби в лісі приводить до знищення надґрунтового покриву і підстилки, ущільнення ґрунту, погіршення його аерації, що негативно позначається на зростанні і розвитку ягідників.

Цілеспрямований збір ягід сприяє передчасному відмиранню плодоягідних рослин. Великого збитку лісовим ягідникам завдається і тим, що, наприклад, брусницю і журавлину у ряді районів збирають раніше терміну дозрівання. При цьому втрачається до 1/3 урожаю. При зборі лікарських рослин багато заготівельників повністю знищують окремі локальні популяції. Особливо це стосується заготівлі таких рослин, у яких частиною, що заготовляється, є підземні органи (наприклад, валеріана). Істотний збиток приносить і масовий збір на лікарські цілі квіток і плодів, що майже повністю пригнічує репродуктивний процес таких рослин.

Таким чином, екологізація всіх форм користування лісовими екосистемами на Північному Сході України – завдання актуальне. Актуальна вона не тільки в регіональному, але і в загальноукраїнському, і в глобальному аспектах.

Необхідність переходу від теоретичних міркувань у сфері користування лісовими ресурсами до жорстко регульованої екологічним законодавством практики витікає, зокрема, з оцінок так званого екологічного сліду. Екологічний слід – це умовне поняття, що відображає об'єм споживання людством ресурсів біосфери. У розрахунковому відношенні екологічний слід – це площа біологічно продуктивних територій і акваторій, необхідних для виробництва ресурсів для потреб людини, поглинання і переробки відходів людської діяльності. Екологічний слід для планети Земля приведений на рис. 10.1. Видно, що Глобальний екологічний слід на 50 % перевищує ліміт біологічної ємності Землі – площ планети, які можливо використовувати для отримання поновлюваних ресурсів.

Рис. 10.1. Глобальний екологічний слід за період з 1961 по 2007 рік [124].

Обчислення екологічного сліду, що проводяться для груп населення на Північному Сході України, дало дуже близькі результати: екологічний слід вище за біологічну ємність території на 35 – 55%.

Всі ці дані ведуть до висновку про необхідність підтримки цілісності і продуктивності лісових екосистем у всьому багатоярусному їх складі шляхом екологічної оптимізації процесу лісокористування.

Оптимізація користування лісовими екосистемами на основі екологічного імперативу почала складатися ще в XVIII столітті в Германії. У 1795 р. німецький учений Г. Л. Гартіг сформулював цей принцип як «золоте правило стійкості (невиснажливості) лісового господарства». В даний час оптимізація лісового господарства спирається на Концепцію, розроблену ООН, а також на відповідні Закони України. Вона має на меті забезпечити підтримку і збільшення економічних, соціальних і екологічних цінностей всіх видів лісів на користь нинішнього і майбутніх поколінь. На практиці принцип діяльності підприємств лісового господарства повинен бути дуже простим: об'єми заготовок лісової продукції не повинні перевищувати рівня, що забезпечує лісокористування [138], що не виснажливо, а при побічному користуванні лісовими екосистемами не повинні завдаватися невідновні природним шляхом пошкодження трав'яно-чагарничкового ярусу.

У XXI столітті лісові екосистеми продовжують піддаватися антропогенній трансформації і, чим глибше ця трансформація, тим більше нестійкими стають екосистеми і тим менше вони здатні до підтримки рівноваги. Екологізація всіх граней і всіх форм лісокористування є актуальною проблемою сучасності. Для забезпечення екологізації лісокористування ученими України й інших країн світу ведеться активна розробка критеріїв та індикаторів стійкого лісокористування. На жаль, в різних країнах вони помітно розрізняються і часто за законодавством не є обов'язковими для виконання.

Нині фахівці дійшли висновку і порозуміння, що з погляду ринкової економіки економічно стійке лісоуправління означає таку прибутковість

господарювання, яка дозволить не тільки здійснювати лісокористування з отриманням економічної вигоди, але і сповна забезпечувати охорону, захист, відтворення лісових ресурсів, збереження екологічних функцій і цінностей лісу, організацію соціально відповідальної діяльності.

10.2. Методи і прийоми охорони рослин нижніх ярусів лісів регіону

Рівень антропогенного навантаження на лісові екосистеми прийнято оцінювати так званим коефіцієнтом антропогенного навантаження. Його значення, рівне 3,1–3,5 є пороговим. Інший критерій для оцінки територій – рівень лісистості. Оптимальний рівень лісистості в Україні встановлений на рівні 20% її території [387], що вище фактичного приблизно на 3%. З урахуванням чисельності населення України антропогенне навантаження на ліси достатньо високе. У цих умовах особливо необхідна конкретна науково-дослідна і організаційна робота по збереженню лісів в оптимальному екологічному стані. А це означає збереження лісової екосистеми у всій цілісності її структурно-функціональних властивостей. Досягти цього можна лише шляхом не тільки і не стільки збереження деревного ярусу в лісах, але і обов'язкового збереження цілісного, характерного для даного місцезростання, трав'яно-чагарничкового ярусу.

Проблема охорони стану трав'яно-чагарничкового ярусу в різних лісових екосистемах має комплексний характер, вимагає розробки адекватних методів, що спираються на законодавчі акти України і досліджень фахівців з лісознавства і екології. Ефективність охорони істотно зростає за наявності даних достатньо тривалого моніторингу стану лісових екосистем і прогнозів їх динаміки.

Охорона лісів Північного Сходу України в їх природній цілісності, включаючи самотність живого надґрунтового покриву, не може бути вирішена за рахунок тільки створення лісових національних природних парків, заповідників або заказників. Значна частка біорізноманітності регіону пов'язана з лісами господарського користування. У зв'язку з цим одним з

методів збереження лісових екосистем і трав'яно-чагарничкового ярусу в них є зміна технології і регламенту робіт по заготівлі деревини, в основу яких повинні бути покладені вимоги екологічного імперативу і максимальне збереження природних місцезростань. Важливу роль відіграє і забезпечення подальшої відновлюваності горизонтальної і вертикальної структури лісових екосистем в їх цілісності і мозаїчності. І, нарешті, до проведення рубок повинні бути виявлені всі ключові види рослин і ключові біотопи, характерні для даного типу лісу. В процесі головних або будь-яких інших рубок такі біотопи повинні бути повністю збережені.

Окрему проблему складають лісові плантації. Вони повинні були знизити навантаження на природні ліси України. Але на практиці вони часто створюються на місці природних лісів. Крім того, з плантаціями пов'язаний ряд серйозних екологічних і соціальних проблем. Трав'яно-чагарничковий ярус в ході процесу «суцільна вирубка – лісопосадки – лісовідновлювальна sukcesія» зазнає значних змін і у багатьох випадках не відновлює свого початкового стану, а збагачується інвазійними луговими видами, втрачаючи не тільки рідкісні види рослин, що раніше були в його складі, але і деякі ключові види вегетативно-рухомих рослин. У таких вторинних, штучних лісах різко знижені можливості різних форм побічного користування лісовими ресурсами.

Істотної корекції вимагає організація в лісових масивах випасу сільськогосподарських тварин. Випас повинен проводитись тільки в місцях, які дозволені відповідними документами. Сам випас необхідно проводити відповідно до правил випасання худоби в лісі з дотриманням термінів і норм випасу.

Для охорони ділянок, на яких заборонено випасання, повинні розміщуватися огорожі або електропастухи. Випасання в лісі допускається тільки під спостереженням дорослих пастухів. Не слід починати випас рано навесні, поки ґрунт не просох і відростання кормових трав не достатнє, а також в сиру дощову погоду, рано вранці і пізно увечері по росі.

Допускається випасання худоби в молодняках, у середньовікових і стиглих деревостанах, де це не шкодить відновленню.

При використанні лісових пасовищ худобі слід додатково давати підгодівлю. Протягом одного дня випас починають з ділянок, найменш небезпечних відносно пошкодження лісу. Переміщення худоби повинне бути повільним, тварини повинні йти врозсип. Щільність поголів'я, тобто кількість худоби, що випасається одночасно на якій-небудь ділянці, не повинна перевищувати 10–12 голів на 1 га.

Варто мати на увазі, що випасання кіз у лісах заборонено, оскільки вони завдають непоправної шкоди підросту деревних порід і чагарників.

Екологізація необхідна і для регулювання збору в лісах ягід і лікарських трав. Важливим елементом організації ефективного користування ягідними рослинними ресурсами є прогнозування термінів збору і урожаю харчової сировини, яка дозволяє здійснити завчасну оцінку потенційних запасів сировини в поточному році на тій або іншій території. Для збереження високоврожайних масивів дикорослих ягідників рубки і механізоване трелювання деревини слід проводити тільки взимку по снігу. Збирачі ягід не повинні ушкоджувати плодоносні рослини. Повинна бути повністю заборонена методика збору лісових ягід совками-чесалками, оскільки вони сильно порушують листову поверхню рослин і ушкоджують бруньки.

У північно-східному регіоні України можливе отримання великих об'ємів лісової ягідної продукції. Із загальної лісової території збір, наприклад, журавлини, брусниці, чорниці і суниці в сукупності може бути більше 300 тис. т. Вихід ягід журавлини в середньому складає 1 – 1,5 кг з 1 м². Брусниці 500 – 600 г з 1 м². Ягід чорниці можна зібрати від 120 до 500 кг/га.

Збільшення заготівлі дикорослих плодів і ягід має велике значення для покращення харчування населення. Слід зазначити, що в порівнянні з виробництвом інших продуктів харчування, витрати живої і суспільної праці

тут незначні. Вони зводяться головним чином до збору дикорослих рослин, їх транспортування до пунктів переробки і зберігання.

Екологізації вимагають і багато технологій рубки лісу. В першу чергу необхідна розробка нового регламенту вибіркових санітарних рубок як для лісів загального господарського користування, так і для лісів природно-заповідних територій. Під час вибіркових рубок завдається велика шкода лісовій екосистемі [35]. Такі вирубки зачіпають багато сторін функціонування лісової екосистеми. Перш за все, істотно пошкоджується живий надґрунтовий покрив при транспортуванні вирубаних дерев. З'являються нові дороги, стежки уздовж яких гинуть нативні лісові види (іноді це рідкісні види, що знаходяться під охороною) і відкривається шлях для впровадження в живий надґрунтовий покрив інвазійних лучних видів. Гине багато видів ентомофауни, зокрема запилювачі ентомофільних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу, оскільки певні етапи їх циклу розвитку часто пов'язані з гниючою деревиною.

Корінної перебудови та екологізації вимагають існуючі методи лісової рекреації. Екологічна шкода від рекреації залежить від її форми і навантаження на лісову екосистему, тобто від кількості відпочиваючих на 1 га лісу [34]. Кожен з видів рекреації має свої негативні сторони. «Дорожня рекреація», коли відпочиваючі користуються різними видами транспортних засобів, веде до розвитку в лісі системи доріг, ліс засмічується побутовими відходами. При рекреації «пішки», це так званий прогулянковий тип рекреації, відбувається ущільнення ґрунту, йде витоптування рослин, пошкодження коріння, часто пошкоджується підріст. Небезпечна і «видобувна рекреація», коли відпочинок в лісі супроводжується попутним збором ягід, грибів або лікарських рослин. Від всіх видів рекреації найбільшою мірою страждають ліси, що знаходяться поблизу великих міст і населених пунктів. На жаль, саме рекреація часто є причиною лісових пожеж.

В сукупності в лісових угрупованнях під впливом відпочиваючих відбуваються глибокі зміни, для яких навіть запропоновано особливе поняття – рекреаційна дигресія. Вона захоплює не тільки трав'яно-чагарничковий ярус як такий, але й істотно змінює характеристики ґрунту [177]. Виникнення і функціонування доріжко-стежкової мережі в рекреаційних лісах сприяє винесенню за межі біогеоценозу мертвого органічного матеріалу, руйнуванню і винесенню гумусових речовин і мінеральних елементів при розмиванні верхнього акумулятивного горизонту ґрунту. Не організована стихійна рекреація додатково приводить до розвитку ерозійних процесів.

При цьому слід врахувати, що рекреаційний потенціал лісів Північного Сходу України дуже високий (на другому місці після Карпат). Важливим напрямом в збереженні видів і популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу є глибока зміна організації рекреації населення з переходом на сучасний європейський тип [386].

У більшості країн Західної Європи є практика оренди лісових ділянок приватними особами або фірмами спеціально для організації рекреаційної діяльності [242]. Ця практика повинна оцінюватися позитивно, оскільки вона, з одного боку, забезпечує краще збереження лісових екосистем, а з іншого боку, робить туризм і відпочинок в лісах комфортнішим.

Ефективним рішенням є концентрація відпочиваючих на окремих ділянках лісу для збереження незайманими найбільш екологічно важливих й уразливих частин лісової екосистеми. Для цього рекреаційна частина лісу поділяється на три зони.

Перша рекреаційна зона площею до 5 га є концентраційною. У її межах відпочиваючі отримують повний сервіс: є лави для відпочинку, майданчики для різних ігор дітей, буфет та ін.

Друга рекреаційна зона площею до 15 га пропонується для розосередженого відпочинку. У цій зоні створюється система стежок, що

проходять через найбільш цікаві для відпочиваючих місця. Виділені спеціальні місця для відпочинку при проходженні маршруту. Є туалети.

Третя рекреаційна зона повинна мати площу до 75–100 га. На її території також створюється система стежок. Вони прокладаються так, щоб відпочиваючі могли проводити спостереження за тваринами, птахами, познайомитися з цікавими деревами, рідкісними рослинами, помилуватися своєрідністю ландшафту. В межах таких доріжко-стежкових мереж можлива організація піших туристичних походів, змагань спортивного орієнтування і тому подібне

Всі лісові екосистеми, призначені для цілей рекреації, повинні бути обладнані екологічними стежками [183].

Перспективним для північно-східного регіону України є виділення лісів високої природоохоронної цінності. Вони в комплексі з територіями різного статусу, що охороняються, і з територіями екологічної мережі України повинні забезпечити стійке існування лісових екосистем на Північному Сході України. До лісів високої природоохоронної цінності відносять лісові масиви, які відрізняються: а) підвищеною біорізноманітністю, б) відіграють важливу роль у формуванні ландшафту, в) включають певну кількість рідкісних рослин і тварин, що підлягають охороні, г) виконують водозахисну або протиерозійну функції, д) мають національну культурну цінність [75].

Нарешті, всі методи і форми охорони лісових екосистем і їх трав'яно-чагарничкового ярусу виявляються ефективними тільки у разі достатньої високої екологічної культури населення. У зв'язку з цим особливу цінність має розробка С.Ю. Поповичем та ін. [258] Кодексу поведінки населення в лісі. Кодекс включає великий набір положень. При деякій тривіальності окремих з них він в цілому, при його дотриманні, може служити інтелектуальною базою для збереження лісів в їх природній цілісності. У число положень Кодексу, зокрема, входять: правила розпалювання кострищ, заборона їх розпалювання в пожежонебезпечні періоди року, збір грибів без

порушення міцелію, заборона на збір смоли дерев (для цього потрібний спеціальний дозвіл), полювання тільки в спеціально відведених місцях і у встановлені законом терміни, заборона включати в лісі гучну музику, шуміти і багато іншого.

10.3. Екологічна реставрація нижніх ярусів лісових угруповань

У північно-східній частині України лісові екосистеми на багатьох ділянках в тому або іншому ступені нині антропогенно порушені, трав'яно-чагарничковий ярус в них певною мірою деградований, проективне покриття рослин знижене, видовий склад бідний, в ньому домінують лучні види та бур'яни. Тому в лісах господарського користування необхідна не тільки екологічна оптимізація виробничих процесів, але і екологічна реставрація нижнього ярусу угруповань.

Згідно сучасних уявлень, механізм відновних змін рослинного покриву після зовнішніх антропогенних порушень є єдиним способом ефективної підтримки стабільності біосфери. Вивчення процесів відновної динаміки нижніх ярусів лісових екосистем дозволяє визначити характер і швидкість компенсації рослинними угрупованнями змін, викликаних дією стресового фактору. Час відновлення лісового рослинного угруповання після припинення порушення (час стабілізації або час релаксації) є його фундаментальною характеристикою. У зв'язку з цим, дослідження процесів відновлення лісів на Північному Сході України після зовнішніх порушень, а також порівняльний аналіз особливостей організації порушених і непорушених угруповань є актуальною сучасною проблемою. У циклі цих досліджень важливе місце належить вивченню структури, функціонування, динаміки й відновних можливостей живого надґрунтового покриву лісових екосистем.

До теперішнього часу налагоджена методика і технологія реінтродукції видів надґрунтового покриву під наметом лісу відсутня. Є

лише деякі напрацювання з цих питань і окремі спостереження щодо приживання і мимовільного вселення окремих видів [114].

Реставраційні роботи повинні враховувати особливості структури і функціональних зв'язків рослин трав'яно-чагарничкового ярусу. У лісових екосистемах взаємовигідні зв'язки між видами украй різноманітні. В результаті тривалої сумісної еволюції види пристосовуються один до одного, що допомагає їм краще використовувати ресурси середовища, збільшує їх шанси на виживання і підвищує стійкість лісових екосистем в цілому.

Зміни в нижніх ярусах лісів, якщо вони не перевищили критичної величини, незалежно від факторів, що викликали такі зміни, є оборотними. У переважній більшості випадків відновлення трав'яно-чагарничкового ярусу відбувається природним шляхом. Лучні види, злаки, різні види бур'янів, що упродовжилися в живий надґрунтовий покрив, поступово вимирають, заміщаючись типовими сільвантами. Характер і швидкість цього процесу залежить від стану деревостану і підліска. Прорідженість деревостану і загибель крупних чагарників істотно загальмовує процес природної регенерації типового для даного типу лісу трав'яно-чагарничкового ярусу.

Штучне формування, відновлення або відтворення угруповань – це область фундаментальної геоботаніки й екології, яка до теперішнього часу відстала в розвитку, але в перспективі її важливість і необхідність неухильно зростатимуть.

10.4. Охорона на видовому і популяційному рівнях

Під впливом господарської діяльності швидкими темпами збіднюється видова і популяційна різноманітність флори цілих регіонів, безповоротно з її складу зникають десятки і сотні видів рослин, корінним чином змінюються видова і просторова структура рослинного покриву Землі. Порушення місцезростань, що повсюдно відбувається, приводить до зміни структури видових популяцій, що історично склалася, і як наслідок, до обмеження можливостей генетичного обміну, ослаблення адаптаційних здібностей

рослин. Ці негативні процеси повною мірою характерні і для лісів на Північному Сході України.

Успішність охорони флори і фауни на видовому та популяційному рівні залежить від багатьох чинників. Охорона рослин, що формують трав'яно-чагарничковий ярус лісових екосистем на Північному Сході України, нерозривно пов'язана із загальним рівнем ведення лісового господарства при дотриманні екологічних вимог. Термін «стійке управління лісами» вперше було прийняте у формі «Заяви про принципи для глобального консенсусу відносно управління, збереження і стійкого відтворення всіх типів лісів», як частина документа «Порядку дня на XXI століття», прийнятого на Конференції ООН з навколишнього середовища і розвитку (червень 1992 року).

Нині основний акцент в охороні видів і популяцій рослин лісів робиться на видах, які є рідкісними і знаходяться під охороною, внесені до Червоних книг Європи, України та інших країн. Серед таких видів, наприклад, в Сумській області, як показав аналіз Червоної книги України [352] і Списку рослин, що є рідкісними для Сумської області [231], 36% – це лісові види, трави і чагарнички – сільванти. Наш багаторічний досвід роботи в лісових екосистемах на Північному Сході України показав, що збереження рідкісних зникаючих видів в лісах може бути забезпечено тільки шляхом збереження природних властивостей екосистеми в цілому і, зокрема, за умови збереження флористичного складу і структурно-функціональних особливостей трав'яно-чагарничкового ярусу цієї екосистеми. А природна цілісність живого надґрунтового покриву визначається вегетативно-рухомими видами рослин, що входять в його склад як ключові. Тому *охорона трав'яно-чагарничкового ярусу і в першу чергу вегетативно-рухомих рослин – це перша умова охорони і збереження рідкісних зникаючих рослин лісових екосистем.*

Охорона видів рослин і популяцій трав'яно-чагарничкового ярусу тісна пов'язана з концепцією лісових ключових біотопів і ключових видів рослин.

Концепція лісових ключових біотопів була впроваджена в практику ведення лісового господарства в Скандинавії на початку 1990-х років як основна міра збереження біологічної різноманітності лісових екосистем в господарсько освоєних лісах за межами ПЗТ. Національна рада лісового господарства Швеції визначила лісові ключові біотопи як «особливо цінні місцезростання з погляду збереження природи, де потенційно можна виявити види, занесені до Червоної книги». Поняття «Ключові біотопи» включає, крім місцезростань рідкісних видів, ділянки рідкісних екосистем, окремі невеликі ландшафтні (карстові воронки, валуни, солонці) і біологічні (одиначні старі дерева з розкидистою кроною, буреломні, сухостійні дерева) елементи, важливі для збереження великої кількості корінних лісових видів.

Ключові види – це види, що відіграють в екосистемі дуже важливу роль, не дивлячись на відносно невелику біомасу. Зникнення ключових видів істотно впливає на популяції інших видів і процеси в екосистемах.

Одночасно варто пам'ятати, що всі види живого надґрунтового покриву не тільки фітоценотично зв'язані один з одним, але знаходяться в тісному зв'язку з гетеротрофним блоком екосистеми. Тому охорона трав і чагарничків нижнього ярусу лісу не ефективна без охорони ряду видів тварин, пов'язаних з цим ярусом харчовими відносинами, а також без охорони багатьох видів ґрунтових грибів і мікроорганізмів, які підтримують необхідний для вищих рослин тип ґрунту.

Охорона рослин лісових екосистем є комплексним науково-технологічно-соціальним процесом [327]. Дійсно, основними напрямками охорони видів трав'яно-чагарничкового ярусу лісів є наступні:

а) охорона видів і популяцій в процесі господарського користування лісовими екосистемами. Такий підхід дозволяє забезпечувати принцип суцільної охорони живої природи і виключати виникнення конфліктних ситуацій в процесі природокористування господарськими лісами і організації природно-заповідних територій.

б) вибіркова охорона окремих видів живого надґрунтового покриву. В першу чергу це рідкісні зникаючі види рослин. Але практика показала, що це мало ефективний шлях, якщо не охороняється вся лісова екосистема, з якою пов'язані локальні популяції рідкісних зникаючих рослин.

в) крупно-територіальна охорона лісових екосистем шляхом створення в Україні стійкої і ефективною екологічної мережі з її ядрами і коридорами.

г) екологічна реставрація порушених земель – одне з найдієвіших, затребуваних, але виключно фінансово затратних напрямлень охорони живої природи в розвинених країнах Європи.

В цілому, збереження трав'яно-чагарничкового ярусу в його видовій і популяційній різноманітності є багатогранним завданням, яке неможливо вирішувати на локальному рівні. Воно може бути розв'язане тільки шляхом поєднання державної законодавчої підтримки із зростанням екологічної свідомості населення і з досягненнями наукових досліджень в області лісової екології (додаток Ж). При цьому визначальне практичне значення має дотримання вимог стандарту організації України 02.0-33692178-001 : 2008 «Сертифікація системи ведення лісового господарства. Принципи, критерії та індикатори» [117].

ВИСНОВКИ

На основі узагальнення матеріалів польових досліджень, виконаних у 2004 – 2015 рр. з вивчення трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових екосистемах Північного Сходу України, зроблені наступні висновки:

1. Основу архітекtonіки лісових екосистем на Північному Сході України складають лісоутворюючі деревні породи, що виступають як домінанти, співдомінанти або асектатори, формують наступні десять видів: *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* L., *Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill., *Fraxinus excelsior* L., *Acer platanoides* L., *Ulmus glabra* Huds., *Betula pendula* Roth., *Populus tremula* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Їх територіальний розподіл визначається відповідністю між кліматичними та едафічними умовами, а також екологічними оптимумами кожної з деревних порід. Стійкість лісових екосистем у цілому визначається рівнем біорізноманіття: таксономічного, синтаксономічного, популяційного та внутрішньопопуляційного. Для популяцій трав'янистих рослин у нижніх ярусах лісу властива їх обумовленість мікрокліматом і загальним ценотичним станом.

2. У формуванні лісових екосистем на Північному Сході України провідну роль відіграють угруповання класів *Querceto-Fagetea* Br.-Bl., 1937, *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl., 1939 і *Pulsatillo-Pinetea sylvestris* Oberdorfer, 1992. Види рослин, які характерні для цих класів і входять до складу трав'яно-чагарничкового ярусу, відрізняються широкими екологічними амплітудами, що охоплюють не менше 3 – 5 ступенів шкал основних екологічних чинників. Глобальне потепління може призвести до виражених змін складу і структури популяцій рослин, що формують трав'яно-чагарничковий ярус лісових фітоценозів як класів рослинності, характерних для Північного Сходу України.

3. Лісові трави й чагарнички є важливим компонентом лісових екосистем, виступаючи в якості складових елементів як видового, так і структурно-функціонального біорізноманіття. При наявній різноманітності життєвих форм, стратегій життя і функціональних типів серед цієї групи переважають вегетативно-рухомі багаторічні рослини, часто з повністю чи частково вічнозеленим або зимуючим у зеленому стані листям. В основних лісових фітоценозах регіону виділено і проаналізовано 32 характерних види вегетативно-рухомих рослин.

4. За даними фітоіндикації, проаналізовано види рослин трав'яно-чагарничкового ярусу на основі сучасної концепції про функціональні типи рослин, що дозволило виділити групи видів рослин, подібних за еколого-фітоценотичними властивостями. На рівні відстані Евкліда 4,4 чітко представлена група нанофанерофітів. Інші види утворюють схожі між собою кластери. Таким чином, екологічно характерні види синтаксону – це збірна структурно-функціональна група.

5. Використовуючи метод морфометричних і фенологічних спостережень, підтверджено, що досліджувані, характерні для трав'яно-чагарничкового ярусу види рослин, мають дві генерації листків, одна з яких – зимуюча. Здатність до формування клонів допомагає швидко займати і довго контролювати територію. Видам характерна виражена адаптація до нестачі світла, вологи і мінерального живлення. В лісових екосистемах основна частина цих ресурсів припадає на деревні рослини.

6. Визначена і проаналізована різноманітність групи видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу по відношенню до ключових екологічних факторів. У відношенні до водного режиму переважають мезофіти (45,2%), що відповідає ґрунтово-кліматичним умовам, характерним для лісових екосистем регіону. У відношенні до родючості ґрунту переважають рослини – мегатрофи (45,2%), але досить високою є і частка мезотрофів (35,5%). За умов зростання під наметом широколистяних і хвойних дерев

переважали літньозелені види (70,9%) з довгими кореневищами (51,6%) і євразійського ареалу (38,7%).

7. Згідно з високою різноманітністю функціональних і структурних типів у рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових екосистемах зареєстрована широка амплітуда фенологічних ритмів рослин. Виявлено чотири групи видів рослин живого надґрунтового покриву, що відрізняються сезонною приуроченістю цвітіння і плодоношення: ранньовесняні – *Asarum europaeum*, *Equisetum sylvaticum*, весняно-літні – *Aegopodium podagraria*, *Calamagrostis arundinacea*, *Geranium sylvaticum*, *Glechoma hederacea*, *Rubus saxatilis*, *Stellaria holostea*, літні – *Actaea spicata*, *Ajuga reptans*, *Calamagrostis epigeios*, *Carex pilosa* та ін., літньо-осінні – *Betonica officinalis*, *Calluna vulgaris*, *Orthilia secunda* (= *Pyrola secunda*), *Solidago virgaurea* (= *S. vulgaris*), *Stachys sylvatica*, *Urtica dioica*.

8. Встановлено, що ріст і формоутворення вегетативно-рухомих видів рослин екологічно обумовлені. Основні ростові параметри істотно змінювалися як в залежності від виду рослин, так і в різних фітоценозах з рівнем достовірності від $p = 0,0000$ до $p = 0,04627$.

9. На основі багаторічних обліків ростових і біопродукційних параметрів (AGR, RGR, AGRA, NAR) виявлені типи лісових фітоценозів, у межах яких ці процеси у вегетативно-рухомих рослин відбуваються найбільш інтенсивно.

10. Репродуктивний цикл лісових трав і чагарничків переважно включає дві форми розмноження: генеративну і вегетативну. При цьому внесок біомаси до органів генеративного розмноження у рослин трав'яно-чагарничкового ярусу не перевищує 55%, а іноді знижується до 1 – 2%. Внесок в органи вегетативного розмноження часто виявляється вищим. Величина репродуктивного зусилля у типових структуроутворюючих рослин лісових фітоценозів змінюється в межах від 1,8 – 2,8% (*C. vulgaris*) до 48,6 – 54,4% (*V. myrtillus*).

11. Типовою для видів вегетативно-рухомих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу є здатність формувати клони, що підвищує їх конкурентну спроможність і забезпечує стійкість при сукцесійних змінах у лісових екосистемах. У зв'язку з тривалим періодом суцільних і вибіркового рубок у лісах Північного Сходу України нині в них переважають відновлювальні сукцесії. Відповідно встановлено, що в лісових екосистемах переважають молоді й середньовікові клони. На основі обліку онтогенетичного стану парціальних кущів здійснено зонування клонів на центральну, проміжну й периферичну зони. Амплітуда середньої щільності парціальних кущів у клонах становила, в основному, 70 – 150 шт./м².

12. При аналізі структури клонів встановлено, що вона підпорядкована ряду загальних закономірностей: розмір клонів закономірно зростає з розвитком, що призводить до збільшення площі клону; в біологічному центрі клону щільність парціальних кущів максимальна, але закономірно знижується за радіусом до периферії клону; типовим є взаємопроникнення клонів; проведене ранжування субпопуляцій парціальних кущів на інвазійні, нормальні чи регресивні (в залежності від сукупності парціальних кущів різного вікового стану).

13. Розроблено періодизацію онтогенезу вегетативно-рухомих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу Північного Сходу України і представлено у класичному чорно-білому і вперше – в кольоровому варіантах.

14. Онтогенетичні спектри популяцій досліджуваних видів рослин мають багато спільних рис: нормальні, неповночленні, мономодальні. Віковість популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу закономірно змінюється в залежності від календарного віку і зімкнутості деревостану. Старіючі популяції ($I_{\text{aet}} > 1$) рослин трав'яно-чагарничкового ярусу приурочені до деревостанів зрілих з низькою зімкнутістю або до молодих, зімкнутість яких понад 0,65. Більше половини досліджуваних популяцій виявились молодими. Середньовікових популяцій з $I_{\text{aet}} = 1$ найменша

кількість (близько 10%). Вивчені популяції, таким чином, розміщуються на початкових сукцесійних фазах лісових фітоценозів.

15. Із розглянутих популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу процвітаючими виявилися 15%, рівноважними – 50% і депресивними – 35%. Рівень їх віталітету виявився статистично достовірно пов'язаним із такими ценотичними чинниками, як вік і зімкнутість деревостану.

16. Індекс морфологічної цілісності як важливий критерій якості особин і популяцій оцінювався на основі кореляційного аналізу і наступного відбору статистично значимих кореляційних зв'язків. Встановлено, що він виявився залежним як від виду рослин, так і від еколого-ценотичних умов місцезростання: найнижче значення індексу в *Calluna vulgaris* (19,4) а найвище в *Asarum europaeum* (66,3), змінюючись від виду до виду приблизно втричі.

17. При проведенні аналізу асоційованості і сполученості рослин на основі трансформованого коефіцієнта Дайса (ТКД), встановлені ценотичні взаємозалежності між видами рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових екосистемах Північного Сходу України. Статистично достовірно ($p = 0,000$) асоційованість видів залежить від частоти трапляння. Самі види живого надґрунтового покриву утворюють дві основні і одну проміжну групи: види-ценозоутворювачі, яким характерна взаємна позитивна асоційованість (середня частота трапляння $82,8 \pm 3,66$, середні значення ТКД $-0,028 \pm 0,040$), види-інтродуцери з негативною асоційованістю як між собою, так і з видами першої групи (середня частота трапляння $22,2 \pm 7,37$, середні значення ТКД $-0,667 \pm 0,0278$), та проміжні види (середня частота трапляння $49,3 \pm 0,97$, середні значення ТКД $-0,339 \pm 0,046$).

18. У лісових екосистемах Північного Сходу України зроблено прогноз стану і розвитку популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу на основі індексу якості популяцій (Q). На найближчі 30 років можна очікувати підвищення віталітету популяцій досліджуваних видів рослин.

При зниженні загальної віковості популяцій віталітетний стан їх має перейти з категорії депресивних до процвітаючих ($p = 0,0000 - 0,0202$).

19. Розроблено систему рекомендацій щодо екологічної оптимізації лісогосподарських робіт, спрямованих на збереження трав'яно-чагарничкового ярусу і його ключових вегетативно-рухомих видів як у процесі лісових рубок, так і в ході лісовідновлювальних сукцесій. Запропонована система зонування лісових масивів для організації рекреації населення та побічного користування лісами, що забезпечує захист лісових екосистем від масштабної антропогенної трансформації.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Авдошенко А. К. Биология северных брусничных / А. К. Авдошенко // Ученые записки Ленинградского государственного педагогического института. – 1949. – Т. 82. – С. 12–28.
2. Агарди Т. Экосистемы и благосостояние человека. Биоразнообразие / Т. Агарди, Н. Д. Эш, Х. Д. Купер. – Вашингтон : Институт мировых ресурсов. – 2005. – 98 с.
3. Агесс П. Ключи к экологии / П. Агесс. – Л. : Гидрометеиздат, 1982. – 97 с.
4. Алексеев В. А. Световой режим леса / В. А. Алексеев. – М., 1975. – 226 с.
5. Аминова А. Г. Форма роста наземно-ползучих травянистых растений / А. Г. Аминова, П. Ю. Жмылев // Актуальные проблемы геоботаники. – Петрозаводск, 2007. – Ч. 1. – С. 10–12.
6. Андриенко Т. Л. Растительный мир Украинского Полесья в аспекте его охраны / Т. Л. Андриенко, Ю. Р. Шеляг-Сосонко. – К. : Наукова думка, 1983. – 216 с.
7. Андрієнко Т. Л. Рослинний світ проектованого Деснянсько-Старогутського національного парку / Т. Л. Андрієнко, О. І. Прядко // Актуальні проблеми створення Деснянсько-Старогутського національного природного парку та шляхи їх вирішення. – Київ. – 1998. – С. 62–70.
8. Андрієнко Т. Л. Фіторізноманіття Українського Полісся та його охорона / Т. Л. Андрієнко. – К. : Фітосоціоцентр, 2006. – 316 с.
9. Андрієнко Т. Л. Флора Українського Полісся / Т. Л. Андрієнко // Фіторізноманіття Українського Полісся та його охорона. – К. : Фітосоціоцентр, 2006. – С. 85–89.
10. Антомонов Ю. Г. Моделирование биологических систем / Ю. Г. Антомонов. – К. : Наукова думка, 1977. – 277 с.

11. Антонец Н. В. Особенности возобновления дуба и его спутников в поемных дубравах лесостепной и степной зон под влиянием средообразующей деятельности диких копытных животных / Н. В. Антонец // Заповідна справа в Україні. – 1997. – Т. 3, вип. 2. – С. 86–95.
12. Антонова Л. И. Аутэкология широколиственного леса / Л. И. Антонова // Экология опыления. – Пермь, 1976. – Вып. 2. – С. 30–63.
13. Арманд Д. Л. Наука о ландшафте: (Основы теории и логико-математические методы) / Д. Л. Арманд. – М. : Мысль, 1975. – 288 с.
14. Астрологова Л. Е. Сравнительный анализ структуры ценопопуляций черники в сосняках-черничниках Архангельской области: тезисы докладов 7-го совещания по классификации растительности / Л. Е. Астрологова. – Минск, 1989. – С. 7.
15. Банникова И. А. Влияние древесных и кустарниковых растений на развитие нижних ярусов лесных биогеоценозов / И. А. Банникова. – М. : Наука, 1967. – 103 с.
16. Бариева Э. Р. Виталитетный состав популяций *Amaranthus retroflexus* L. в посадках картофеля и на залежи / Э. Р. Бариева // Растительные ресурсы, 1999. – Т. 35, № 3. – С. 61–67.
17. Баштовой Н. Г. Стратегия защиты у ценопопуляций сныти обыкновенной и купены лекарственной в условиях антропогенных нагрузок / Н. Г. Баштовой // Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы. – Йошкар-Ола, 1991. – С. 67.
18. Баштовой Н. Г. Пространственная структура ценопопуляций некоторых неморальных трав на рекреационном градиенте / Н. Г. Баштовой // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг. – Кострома, 1996. – Ч. 2. – С. 98–99.
19. Баштовой Н. Г. Возрастная структура ценопопуляций *Aegorodium podagraria* L. по градиенту рекреации / Н. Г. Баштовой, В. Н. Дубонос // Популяции и сообщества растений: Экология, биоразнообразие, мониторинг. – Кострома, 1996. – Ч. 2. – С. 100–101.

20. Бейдеман И. Н. Изучение фенологии компонентов растительных сообществ / И. Н. Бейдеман // Полевая геоботаника. – Т. 2. – М. : АН СССР, 1954 – С. 333–368.
21. Беленков Д. А. Живой напочвенный покров как биоиндикатор состояния лесных насаждений / Д. А. Беленков, С. В. Залесов, А. В. Качурина // Аграрный вест. Урала. – 2009. – Т. 60, № 6. – С. 64–66.
22. Белова Н. А. Пути к объективной оценке жизнеспособности лесного биогеоценоза / Н. А. Белова, А. П. Травлеев // Екологія та ноосферологія. – 2002. – Т. 12, № 3–4. – С. 4–7.
23. Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР. – Изд-во Киевского гос. унив., 1950. – 264 с.
24. Бельгард А. Л. Степное лесоведение / Александр Люцианович Бельгард. – М.: Лесная пром-ть, 1971. – 336 с.
25. Бендзайтене З. Ю. Структура парциального куста брусники в бруснично-черничном сосняке / З. Ю. Бендзайтене // Охрана и рациональное использование генофонда древесных пород и недревесной растительности леса. – Каунас, 1985. – С. 3–4.
26. Березенко Н. М. Травянистая растительность дубрав как фактор лесовозобновления / Н. М. Березенко // Сборник научных работ по лесному хозяйству. – Гомель : БелНИИЛХ, 1958. – Вып. 12. – С. 78–83.
27. Берко Й. М. Особливості морфогенезу чорниці (*Vaccinium myrtillus L.*) у високогір'ях Українських Карпат / Й. М. Берко, В. Г. Коліщук // Український ботанічний журнал. – 1970. – Т. 27, № 6. – С. 731–738.
28. Бидл К. Л. Анализ роста растений / К. Л. Бидл // Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения. – М. : Агропромиздат, 1989. – С. 53-61.
29. Бишоп Й. Экономика экосистем и биоразнообразия / Й. Бишоп. – ТЕЕВ, 2010. – 27 с.

30. Богданов П. Л. Динамика и биология травяного и мохового покрова в ельниках-черничниках / П. Л. Богданов // Труды Ленинградской лесотехнической академии. – 1956. – Вып. 73. – С. 91–109.
31. Богданова Н. Е. Особенности семенного расселения модельных видов трав в хвойно-широколиственном лесу / Богданова Н. Е. // Актуальные проблемы геоботаники. – Петрозаводск, 2007. – Ч. 1. – С. 67–70.
32. Боговин А. В. Типы категорий биоразнообразия в условиях антропогенной трансформации экологических систем / А. В. Боговин // Экологія та ноосферологія. – 2011. – Т. 22, № 3–4. – С. 73–83.
33. Болдырев В. А. Влияние экологических факторов на реализацию почвенного запаса семян в лесных сообществах / В. А. Болдырев, О. Н. Торгашкова // Леса Башкортостана: современное состояние и перспективы: Тезисы научной конференции. – Уфа. 1997. – С. 185–186.
34. Большаков Н. М. Рекреационное лесопользование / Н. М. Большаков. – Сыктывкар : СЛИ, 2006. – 312 с.
35. Борейко В. Санитарные рубки леса – смерть для дикой природы // Электронный ресурс, 2015 / <http://www.uahunter.com.ua/forum/sanitarn-rubki-lesa-smertx-dlya-dikooy-prirod-t74312.html>
36. Бородин А. Л. Демографическая структура лесного биоценоза / А. Л. Бородин, В. В. Страхов // Лесоведение. – 1984. – № 3. – С. 3–13.
37. Бродский А. К. Введение в проблемы биоразнообразия / А. К. Бродский. – СПб. : Изд-во СПб. ун-та., 2002. – 144 с.
38. Булохов А. Д. Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России / А. Д. Булохов, А. И. Соломещ. – Брянск : БГУ, 2003. – 359 с.
39. Булохов А. Д. Фитоиндикация и ее практическое применение / А. Д. Булохов. – Брянск : БГУ, 2004. – 245 с.
40. Булыгин Н. Е. Дендрология / Н. Е. Булыгин. – Л. : Агропромиздат, 1991. – 352 с.

41. Бурдюнене Д. К. Изменчивость морфологических признаков брусники и черники / Д. К. Бурдюнене, Л. Дагите // Прибалтийская флора и ее историография. – Вильнюс, 1984. – С. 47–48.

42. Бурдюнене Д. К. Динамика ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* при сменах сосняков брусничных и бруснично-черничных в Литовской ССР / Д. К. Бурдюнене // Растительные ресурсы. – 1987. – Т. 23, № 2. – С. 196–203.

43. Буторина Т. Н. Эколого-ценотический анализ кустарничко-травяного яруса лесных ассоциаций / Т. Н. Буторина // Типы лесов Сибири. – М., 1963.

44. Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений / И. В. Вайнагий // Бот. журн. – 1974. – Т. 59. – № 6. – С. 826–831.

45. Василевич В. И. Современное состояние проблемы классификации растительности / В. И. Василевич // Актуальные проблемы геоботаники (Лекции). – Петрозаводск, 2007. – С. 226–240.

46. Василевская Н. В. Структура адаптации *Vaccinium vitis-idaea* L. к условиям Арктики / Н. В. Василевская, М. Ю. Меньшикова // Программа и тезисы доклада Всероссийского совещания. – Сыктывкар, 2000. – С. 48–50.

47. Вахрушева Л. П. Возрастной состав ценопопуляций доминирующих видов травяного покрова дубравы / Л. П. Вахрушева, В. Г. Мишнева // Изучение экосистем Крыма в природоохранном аспекте. – К., 1988. – С. 26–34.

48. Видовой состав травяно-кустарничкового яруса в зонах контакта деревьев в нарушенных и ненарушенных сосняках [электронный ресурс] / А. И. Морозкин, Л. В. Салова, С. Н. Калимуллина, А. С. Казанцева / Режим доступа. – <http://www.xn--j1asc.xn--p1ai>.

49. Воеводин П. В. Теоретические и практические подходы к изучению зоохории / П. В. Воеводин // Материалы Московского центра русского географ. общ. биогеографии. – М., 2004. – Вып. 12. – С. 124–133.

50. Воецкий А. Д. Изучение закономерности распространения жизненных форм растений и способов диссеминации : автореф. дис. на

соискание ученой степени канд. биол. наук. / А. Д. Воецкий. – Ульяновск, 2000. – 15 с.

51. Волкорезов В. И. Влияние сомкнутости крон древостоя на количественные показатели доминантов травяно-кустарничкового яруса сосняков Нижегородского Поволжья / В. И. Волкорезов, О. П. Лаврова, Н. В. Петухов // Вестник Нижегородского университета. – 1999. – № 1. – С. 11–14. – (Серия «Биология»).

52. Воробьев Е. А. Новая ассоциация дубово-сосновых лесов союза *Quercion robori-petraeae br.-bl.* 1932 из Украинского Полесья / Е. А. Воробьев // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. – 2014. – № 2(4). – С 27-41.

53. Высоцкий Г. Н. О гидрологическом и метеорологическом влиянии лесов / Г. Н. Высоцкий. – М. : Гослестехиздат. – 1938. – 64 с.

54. Высоцкий Г. Н. О гидрологическом и метеорологическом влиянии лесов / Г. Н. Высоцкий. – М. : Гослесбумиздат, 1952. – 112 с.

55. Гельтман В. С. Индикаторная ценность черники в различных типах березняков / В. С. Гельтман // Сборник научных работ Белорусского отдела ВБО. – 1959. – Вып. 1. – С. 31–35.

56. Генсірук С. Ліси України / С. Генсірук. – Львів, 2002. – 496 с.

57. Геоботанічне районування Української РСР // [Т. Л. Андрієнко, Г. І. Білик, Є. М. Брадіс та ін.] / – К. : Наук. думка, 1977. – 303 с.

58. Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений / Н. В. Глотов // Жизнь популяций в гетерогенной среде: Периодика Марий Эл. – Йошкар-Ола, 1998. – Ч. 2. – С. 146–149.

59. Голубев В. Н. К биоморфологии природных растений Подмосковья с запасными органами побегового происхождения / В. Н. Голубев // Ученые записки Московского областного педагогического института. – 1956. – Т. 41, вып. 1. – С. 41–104.

60. Гончаренко І. В. Поняття про загальну та мінімальну екологічну амплітуду синтаксонів / І. В. Гончаренко, Я. П. Дідух // Наукові записки. – 2002. – Т. 20. – С. 57–61.

61. Гончаренко І. В. Аналіз рослинного покриву північно-східного лісостепу України / І. В. Гончаренко. – К. : Фітосоціоцентр, 2003. – 203 с.

62. Гончаренко І. В. Синтаксономической состав некоторых ценофлор левобережной лесостепи Украины / И. В. Гончаренко // Актуальні проблеми ботаніки та екології. – Тернополь-Кременець, 2009. – С. 104–105.

63. Горбань І. М. Нова концепція та нові категорії у лісокористуванні: лісова сертифікація та ліси особливо цінні для збереження ландшафтного та біологічного різноманіття // І. М. Горбань, А. Т. Затушевський // Зб. «Стан і біорізн. екосистем Шацького нац. прир. парку, 2008. – С. 34–38.

64. Горбунко Н. Є. Стан популяції конвалії звичайної (*Convallaria majalis* L.) в умовах Швацького учбово-дослідного лісокомбінату / Н. Є. Горбунко, О. М. Переходько // Науковий вісник Українського державного лісотехнічного університету. – 2004. – Вип. 14.6. – С. 121–125.

65. Горшков В.В. Биотическая регуляция окружающей среды / В.В. Горшков, В.Г. Горшков, В.И. Данилов-Данильян, К.С. Лосев, А.М. Макарьева // Экология. – 1999. – № 2. – С. 105–113.

66. Горышина Т. К. Эколого-физиологические особенности весенних и летних листьев сныти *Aegopodium podagraria* L. и их роль в продуктивности травостоя лесостепной дубравы / Т. К. Горышина, М. Б. Митина // Вестник Ленинградского университета. – 1970. – № 21. – С. 71–77.

67. Горышина Т. К. Сравнительно-географический очерк сезонных ритмов развития и фотосинтеза у травянистых растений листопадных лесов / Т. К. Горышина // Ботанический журнал. – 1972. – Т. 57, № 5. – С. 446–456.

68. Горышина Т. К. Экология травянистых растений лесостепной дубравы / Т. К. Горышина. – Л. : ЛГУ, 1975. – 127 с.

69. Горышина Т. К. Экология растений / Т. К. Горышина. – М. : Высшая школа, 1979. – 368 с.
70. Григора І. М. Основи фітоценології / І. М. Григора, В. А. Соломаха. – К. : Фітосоціоцентр, 2000. – 240 с.
71. Григора І. М. Рослинність України (еколого-ценотичний, флористичний та географічний нарис) / І. М. Григора, В. А. Соломаха. – К. : Фітосоціоцентр, 2005. – 452 с.
72. Грязькин А. В. Недревесная продукция леса / А. В. Грязькин, А. Ф. Потокин. – СПб : СПбГЛТА, 2005. – 152 с.
73. Гусева А. Н. О почвенном запасе жизнеспособных семян в коренных и производных фитоценозах широколиственных и смешанных лесов / А. Н. Гусева, В. В. Петров // Антропогенная динамика и оптимизация растительного покрова. – Н. Новгород, 1991. – С. 40–43.
74. Деева Н. М. Устойчивость ценопопуляций черники у северной границы ареала вида / Н. М. Деева // Проблемы устойчивых биологических систем. – Х., 1990. – С. 272–274.
75. Дженнингс С. Леса высокой природоохранной ценности / С. Дженнингс, Р. Нуссбаум, Н. Джадд, Т. Эванс. – М., 2005. – 184 с.
76. Джефферс Д. Введение в системный анализ: применение в экологии / Д. Джефферс. – М. : Мир, 1981. – 256 с.
77. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша / П. Джиллер. – М. : Мир, 1988. – 184 с.
78. Дідух Я. П. Сучасний стан рослинного покриву лісового масиву Банний Яр (Сумська область) та його охорона / Я. П. Дідух, І. Б Сухий // Український ботанічний журнал. – 1984. – Т. 41, № 5. – С. 70–73.
79. Дідух Я. П. Фітоіндикація екологічних факторів / Я. П. Дідух, П. Г. Плюта. – К. : Наукова думка, 1994. – 280 с.
80. Дідух Я. П. Проблемы развития фитоэкологии в Украине / Я. П. Дідух // Ботаника и экология на пути в 3-е тысячелетие. – К., 1996. – С. 129–140.

81. Дідух Я. П. Популяційна екологія / Я. П. Дідух, 1998. – 192 с.
82. Дідух Я. П. Геоботанічне районування України та суміжних територій / Я. П. Дідух, Ю. Р. Шеляг-Сосонко // Укр. ботан. журн. – 2003. – Т.60. – №1. – С. 6–17.
83. Дідух Я. П. Теоретичні підходи до створення класифікації екосистем / Я. П. Дідух // Український ботанічний журнал. – 2005. – № 1. – С. 3–14.
84. Дідух Я. П. Основи біоіндикації / Я. П. Дідух. – К. : Наукова думка, 2012. – 343 с.
85. Длусский Г. М. Механизмы конкуренции за опылителей у купыря (*Anthriscus sylvestris*) и сныти (*Aegopodium podagraria*) / Г. М. Длусский // Журнал общества биологов. – 1998. – Т. 59, № 1. – С. 24–44.
86. Дубровная С. А. Изменчивость пространственно-онтогенетической структуры ценопопуляций *Platanthera bifolia* в условиях гетерогенного лесного сообщества / С. А. Дубровная // Вестник Томского государственного университета. – 2012. – № 6 – С. 92–96.
87. Егорова Е. Н. Методика изучения семенного возобновления / Е. Н. Егорова, О. В. Ведерникова // Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. Метод. разработки. – М. – 1986. – С. 37–48.
88. Екологічна мережа Новгород-Сіверського Полісся / С. М. Панченко, Т. Л. Андрієнко, Г. Г. Гаврісь, Ю. В. Кузьменко. – Суми : Університетська книга, 2003. – 91 с.
89. Екомережа України та її природні ядра / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, В. С. Ткаченко, Т. Л. Андрієнко, Я. І. Мовчан // Український ботанічний журнал. – 2005. – № 2. – С. 142–158.
90. Екофлора України / за ред. Я. П. Дідух. – К. : Фітосоціоцентр, 2000. – Т. 1. – 284 с.
91. Екофлора України / за ред. Я. П. Дідух. – К. : Фітосоціоцентр, 2004. – Т. 2. – 480 с.

92. Ермакова И. М. Типы функционирования ежи сборной и овсяницы луговой в луговых агрофитоценозах / И. М. Ермакова, Л. А. Жукова // Динамика ценопопуляций растений. – М. : Наука, 1985. – С. 110–125.

93. Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л. А. Животовский // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.

94. Жигальский О. А. Оценка биологического разнообразия лесных экосистем Урала / О. А. Жигальский // Вестник Удмуртского университета. – 2011. – Вып. 3. – С. 13–22. – (Серия «Биология»).

95. Жилиев Г. Г. Динамика популяций растений в сообществах субальпийского и альпийского поясов Карпат / Г. Г. Жилиев // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – К. : Наукова думка, 1987. – С. 42–52.

96. Жилиев Г. Г. Структура популяций травянистых растений в растительных сообществах Карпат / Г. Г. Жилиев, И. В. Царик // Ботанический журнал. – 1989. – Т. 74, № 1. – С. 88–95.

97. Жилиев Г. Г. Ідентифікація рівнів життєвості в онтоморфогенезі трав'яних багаторічників / Г. Г. Жилиев // Український ботанічний журнал. – 2005. – Т. 62, № 5. – С. 687–697.

98. Зайцев Д. Стан збереження біорізноманіття у Сумській області / Д. Зайцев // Зб. «Збереження і моніторинг біологічного та ландшафтного різноманіття в Україні. – К. : НЕЦУ, 2000. – С. 124–126.

99. Закамская Е. С. Особенности морфоструктуры и морфологическая изменчивость копытня европейского / Е. С. Закамская, Л. А. Жукова // Программа и тезисы всероссийского совета. – Сыктывкар, 2000. – С. 84–86.

100. Заугольнова Л. Б. Соотношение эндогенных и экзогенных факторов в динамике ценопопуляций семенных растений / Л. Б. Заугольнова // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – К. : Наукова думка, 1987. – С. 19–25.

101. Збереження біорізноманіття України (друга Національна доповідь) / під заг. ред.: Я. І. Мовчана, Ю. Р. Шеляга-Сосонка. – К. : Хімджест, 2003. – 111 с.
102. Злобин Ю. А. Живой покров еловых лесов как фактор естественного возобновления ели / Ю. А. Злобин. – Тюмень : Тюменское книжное изд-во, 1960. – 43 с.
103. Злобин Ю. А. К познанию строения клонов *Vaccinium myrtillus L.* / Ю. А. Злобин // Ботанический журнал. – 1961. – № 3. – С. 414–419.
104. Злобин Ю.А. Эколого-фитоценотические наблюдения над вереском обыкновенным в Западной Сибири / Ю. А. Злобин, Н. А. Храмченко // Ежегодник Тюменского краеведческого музея. – 1961-1962. – Вып. 3. – С. 116–130.
105. Злобин Ю. А. Некоторые эколого-фитоценотические особенности обыкновенного вереска (*Calluna vulgaris Hill.*) на восточной границе ареала / Ю. А. Злобин, Н. А. Храмченко // Биологические науки. – 1963. – № 3. – С. 125–130.
106. Злобин Ю. А. Семенное размножение хвойных древесных пород как биоценотический процесс / Ю. А. Злобин // Вопросы семенного размножения. – Ульяновск, 1968. – С. 193–205.
107. Злобин Ю. А. Экология прорастающих семян сосны обыкновенной и ели европейской / Ю. А. Злобин // Экология. – 1977. – № 1. – С. 40–45.
108. Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений / Ю. А. Злобин // Ботанический журнал. – 1989. – Т. 74, № 6. – С. 769–781.
109. Злобин Ю. А. Мутуализм и комменсализм у растений / Ю. А. Злобин // Бюллетень МОИП, отдел биологии. – 1994. – Т. 99, № 1. – С. 57–63.
110. Злобин Ю. А. Екологічні особливості клонових рослин / Ю. А. Злобин // Український ботанічний журнал. – 1997. – Т. 54, № 2. – С. 153–156.

111. Злобин Ю. А. Репродуктивное усилие / Ю. А. Злобин // Эмбриология цветковых растений. – СПб., 2000. – Т. 3. – С. 251–258.

112. Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста / Ю. А. Злобин. – Сумы : Университетская книга, 2009. – 263 с.

113. Злобин Ю. А. Биоразнообразие фитопопуляций – основа устойчивого существования видов растений и растительных сообществ / Ю. А. Злобин // Вісник Сумського національного аграрного університету. – 2010. – № 4(19). – С. 3–10. – (Серія «Агрономія і біологія»).

114. Злобин Ю. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения / Ю. А. Злобин, В.Г. Складар, А.А. Клименко. – Сумы : Университетская книга, 2013. – 439 с.

115. Зозулин Г. М. Система жизненных форм высших растений / Г. М. Зозулин // Ботанический журнал. – 1961. – Т. 46, № 1. – С. 3–20.

116. Иванова Н. С. Моделирование продуктивности травяно-кустарничкового яруса в коротко-производных березняках западных низкогорий Южного Урала / Н. С. Иванова // Аграрный вестн. Урала. – 2009. – № 4(58). – С. 96–98.

117. Інституційна розбудова лісової сертифікації в Україні / [Кравець П. В., Лакиза П. І., Кременецька Є. О. та ін.]; за ред. П. В. Кравця. – К. : ННЦ «Інститут аграрної економіки», 2009. – 250с.

118. Ипатов В. С. Исследование структуры растительных сообществ : автореф. дис. на соискание ученой степени докт. биол. наук. / В. С. Ипатов. – Тарту, 1971. – 37 с.

119. Исаева Л. Г. Динамика урожайности плодов *Vaccinium myrtillus L.* в центральной части Кольского полуострова / Л. Г. Исаева // Растительные ресурсы. – 2002. – Т.38, № 2. – С. 55–65.

120. Каверзнева Ю. Г. Строение листа у некоторых видов *Ericaceae* / Ю. Г. Каверзнева // Ботанический журнал. – 1972. – Т. 57, № 8. – С. 944–949.

121. Калашник Ю. А. Исследование состояния крон с целью диагностики жизненности древостоя / Ю. А. Калашник // *Екологія і ноосферологія*. – 2006. – Т. 19, № 3–4. – С. 189–193.

122. Каплан Б. М. Сныть обыкновенная в парковых насаждениях / Б. М. Каплан, Г. А. Полякова // *Лесное хозяйство*. – 1998. – № 4. – С. 31–32.

123. Карманова И. В. О некоторых количественных методах определения продуктивности растений / И. В. Карманова // *Ботанический журнал*. – 1970. – Т. 55, № 12. – С. 1812–1819.

124. Карпачевский М. Л. Основы устойчивого лесопользования / М. Л. Карпачевский, В. К. Тепляков, Т. О. Яницкая // *Всемирный фонд дикой природы (WWF)*, 2014. – 266 с.

125. Карписонова Р. А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР. Эколого-флористическая и интродукционная характеристика / Р. А. Карписонова. – М. : Наука, 1985. – 204 с.

126. Кац Н. Я. На пути к познанию структуры лесных фитоценозов / Н. Я. Кац // *Ботанический журнал*. – 1943. – Т. 28, № 4. – С. 348–355.

127. Кессел С. Р. Разработка обобщенных моделей вторичной сукцессии растений / С. Р. Кессел // *Биосферные заповедники. Труды 2-го Сов.–Амер. симпозиума*. – Л., 1982. – С. 85–98.

128. Кирик А. И. Оценка виталитетного состава ценопопуляций как показателя напряженности конкуренции / А. И. Кирик, А. В. Никулин // *Успехи современного естествознания*. – 2003. – № 9. – С. 68–70.

129. Кирикова Л. А. Распределение корневых систем *Oxalis acetosella* L. *Vaccinium myrtillus* L. по почвенному профилю / Л. А. Кирикова // *Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов*. – М. : Наука, 1972. – С. 133–139.

130. Кирикова Л. А. Размещение подземных частей *Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) в зеленомошно-лишайниковом сосняке / Л. А. Кирикова // *Ботанический журнал*. – 1983. – Т. 68, № 8. – С. 1083–1085.

131. Кияк В. Г. Структура популяцій рослин в угрупованні *Seslerietum caricetofe-stucosum* в Українських Карпатах / В. Г. Кияк // Український ботанічний журнал. – 1985. – Т. 42, № 3. – С. 10–13.

132. Кияк В. Г. Особенности возрастной структуры ценопопуляций и онтогенез горных растений Карпат / В. Г. Кияк, Ю. Н. Кобив, Н. И. Сварнях // Экология популяций. – М., 1991. – С. 150–165.

133. Классификация растительного покрова Раифского участка Волжско-Камского заповедника на ландшафтно-экологической основе / Т. В. Рогова, Л. А. Мангутова, О. Е. Любина, С. С. Фархутдинова // Труды Волжско-Камского государственного природного заповедника. – 2005. – Вып. 6. – С. 1–21.

134. Климова Л. А. Сравнительная характеристика водного режима некоторых растений сем. *Vacciniaceae* в условиях Костромской области / Л. А. Климова, А. Ф. Черкасов, Л. И. Горбунова // Сборник научных работ Костромского государственного педагогического института. – 1973. – Вып. 30. – С. 45–54.

135. Климишин О. С. Щільність і віковий склад фітоценопопуляцій карпатських чорничників / О. С. Климишин, Г. М. Слободян // Український ботанічний журнал. – 1983. – Т. 40, № 1. – С. 39–42.

136. Климишин О. С. Адаптивні зміни біоморфотрав'яних вегетативно рухливих багаторічників у ході антропогенної сукцесії / О. С. Климишин // *Modern Phytomorphology*. – 2012. – Т. 1. – С. 201–204.

137. Кобак К. И. Углекислота воздуха как характеристика атмосферы лесного биогеоценоза / К. И. Кобак // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. – М. : Наука, 1967. – С. 189–199.

138. Кобяков К. Непрерывное неистощительное пользование лесом или расчетная лесосека? / К. Кобяков // Устойчивое лесопользование, 2014. – № 3 (40). – С. 13–20.

139. Коваленко І. М. Екологія нижніх ярусів лісових екосистем : монографія / І. М. Коваленко. – Суми : Університетська книга, 2015. – 360 с.

140. Козюк В. П. Фіторесурси *Vaccinium vitis-idaea* L. (*Ericaceae*) Волинського Полісся / В. П. Козюк // Український ботанічний журнал. – 1999. – Т. 56, № 6. – С. 629–634.

141. Кокорина Н. В. Оценка рекреационной нагрузки на лесонасаждения природного парка «Самаровский Чугас» по живому напочвенному покрову / Н. В. Кокорина, И. В. Безденежных // Аграрный вестник Урала. – 2009. – Т. 66, № 12. – С. 89–91.

142. Комендар В. І. Вереско-сфагнове болото в Закарпатській області УРСР / В. І. Комендар, С. С. Фодор // Український ботанічний журнал. – 1960. – Т. 17, № 3 – С. 71–76.

143. Конабеева А. Б. Особенности органогенеза брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) в условиях Тамбовской обл. / А. Б. Конабеева // Материалы Международной научной конференции «Биологические ресурсы и устойчивое развитие». – М. : Пушкино, 2001. – С. 106–109.

144. Коніщук В. В. Поліська екологічна конвенція – гносеологічна парадигма становлення / В. В. Коніщук, Т. Л. Андрієнко, О. І. Бондар // Природа Західного Полісся та прилеглих територій. – 2012. – С. 290–293. – (Серія «Екологія»).

145. Концепція реформування та розвитку лісового господарства, 2006 // Електронний ресурс: <http://zakon5.rada.gov.ua/laws/show/208-2006-%D1%80>.

146. Копій Л. І. Фітобіологічна дія сонячного випромінювання на лісові насадження / Л. І. Копій, О. І. Озарків, І. П. Тереля // Науковий вісник НЛТУ. – 2012. – Вип. 22.5. – С. 72-78.

147. Коржинский Я. В. Структура ценопопуляций растений в луговичнике разнотравном / Я. В. Коржинский // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – К. : Наукова думка, 1987. – С. 87–92.

148. Коржнев М. М. Концептуальні основи природно-ресурсної моделі сталого розвитку України / М. М. Коржнев, Ю. Р. Шеляг-Сосонко, В. С. Міщенко. – К., 2001. – 64 с.

149. Коровкин О. А. О структуре побеговой системы клонов столонообразующих гемикриптофитов / О. А. Коровкин // Известия ТСХА. – 2002. – Вып. 4. – С. 51–65.

150. Королюк А. Ю. Использование экологических шкал в геоботанических исследованиях / А. Ю. Королюк // Актуальные проблемы геоботаники: III Всероссийская школа конф. (лекции). – 2007. – С. 176–197.

151. Косарев В. П. Лесная метеорология с основами климатологии / В. П. Косарев, Т. Т. Андрющенко. – СПб. : Лань, 2007. – 288 с.

152. Краснов В. П. Влияние антропогенных факторов на произрастание черники в Украинском Полесье / В. П. Краснов // Лесное хозяйство. – 1981. – № 3. – С. 64–68.

153. Краснов В. П. Фітоєкологія з основами лісівництва / В. П. Краснов, З. М. Шелест, І. В. Давидова // Суми : Університетська книга, 2012. – 415 с.

154. Крылов А. Г. Жизненные формы лесных фитоценозов / А. Г. Крылов. – Л. : Наука, 1984. – 181 с.

155. Крылова И. Л. Влияние интенсивности эксплуатации на ценопопуляции некоторых видов / И. Л. Крылова // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. – М., 1982. – С. 34–38.

156. Крылова И. Л. Влияние экологических факторов на ценопопуляции некоторых лекарственных растений / И. Л. Крылова // Экологические исследования в Москве и Московской области: Состояние растительного покрова. – М., 1992. – С. 98–104.

157. Крюгер В. Лесоботаническое описание главнейших сорных (вредных) в лесах растений / В. Крюгер // Лесной журнал. – 1837. – Ч. 1, № 2. – С. 61–69.

158. Кузьмин П. П. Влияние леса на снеготаяние / П. П. Кузьмин. – Л. : Гидрометеиздат, 1954. – 68 с.

159. Куприянова М. К. Сезонная и экологическая изменчивость брусники на Среднем Урале / М. К. Куприянова, Э. Г. Щенникова // Флора и внутривидовая изменчивость растений Урала. – Свердловск, 1985. – С. 65–70.

160. Курдюков А. Б. Значение ярусной структуры леса для поддержания видового разнообразия птичьих сообществ на Юге Уссурийского края России / А. Б. Курдюков // Структура і функціональна роль тваринного населення в природних та трансформованих екосистемах: тези I міжнар. конф. – Дніпропетровськ : ДНУ, 2001. – С. 163–164.

161. Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов / К. А. Куркин. – М.: Наука, 1976. – 284 с.

162. Куркин К. А. Фитоценотическая конкуренция: системные особенности и параметрические характеристики / К. А. Куркин // Ботанический журнал. – 1984. – Т.69, №4. – С. 437-447.

163. Курнаев С. Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины / С. Ф. Курнаев. – М.: Наука, 1968. – 355 с.

164. Кучер Е. Анализ виталитетного состава популяций *Dactylorhiza romana* (seb. et Mauri) / Е. Кучер // Актуальні проблеми ботаніки та екології. – К., 2000. – С. 69–70.

165. Лавренко Е. М. Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова / Е. М. Лавренко // Известия АН СССР (Серия биологическая). – 1964. – № 1. – С. 32–46.

166. Лавриченко Е. В. Морфогенез вегетативных органов сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.) / Е. В. Лавриченко // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 1985. – № 5. – С. 44–53.

167. Ланько А. И. Новгород-Северское Полесье / А. И. Ланько // Физико-географическое районирование Украинской ССР. – Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1968. – С. 122 – 138.

168. Левина Р. Е. Способы распространения плодов и семян / Р. Е. Левина. – М., 1957. – 358 с.

169. Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений / Р. Е. Левина. – М. : Наука, 1981. – 96 с.
170. Леса и изменения климата в Восточной Европе и Центральной Азии. – ФАО, 2010. – 201 с.
171. Лісовий кодекс України. – Відом. Верх. Ради Укр., 1994. – №. 17.
172. Луганский Н. А. Лесоведение / Н. А. Луганский, С. В. Залесов, В. Н. Луганский. – Екатеринбург, 2010. – 432 с.
173. Лукаш А. В. Редкие и охраняемые растения Полесья (Польша, Беларусь, Украина, Россия) / А. В. Лукаш, Т. Л. Андриенко. – К. : Фитосоцицентр, 2011. – 168 с.
174. Лукаш А. В. Ботанически ценные охраняемые территории Полесья / А. В. Лукаш, Т. Л. Андриенко. – Чернигов : Десна Полигр., 2014. – 104 с.
175. Лукаш А. В. Созологические ценные растительные сообщества Полесья / А. В. Лукаш, Т. Л. Андриенко. – Чернигов : Десна Полиграф, 2014. – 160 с.
176. Лучшев А. А. Данные по метеорологическому режиму в лесных насаждениях / А. А. Лучшев, Ю. С. Петровский // Труды Всесоюзного НИИ лесного хозяйства. – 1940. – Вып. 8. – С. 95-124.
177. Лысиков А. Б. Изменения почвенно-экологических условий в лесных биогеоценозах под влиянием рекреации / А. Б. Лысиков // Актуальные проблемы лесного комплекса, 2006. – №. 13. – С. 1–5.
178. Любарский Е. Л. Эволюция вегетативного размножения высших растений / Е. Л. Любарский. – Казань, 1967. – 257 с.
179. Маврищев В. В. Проблема динамики лесных фитоценозов и современное состояние теории сукцессий / В. В. Маврищев // Весці БДПУ. – 2005. – Сер. 3, № 3. – С. 38–41.
180. Мазная Е. А. Биология прорастания семян некоторых видов рода *Vaccinium L.* / Е. А. Мазная, И. В. Лянгузова // Растительные ресурсы. – 1999. – Т. 35, № 1. – С. 53–60.

181. Мазная Е. А. Структура и продуктивность надземной фитомассы ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* L. и *V. vitis-idaea* L. в сосняках кустарничково-лишайниковых / Е. А. Мазная // Растительные ресурсы. – 2001. – Т. 37, № 1. – С. 15–22.

182. Мазуренко М. Т. Структура и морфогенез кустарников / М. Т. Мазуренко, А. П. Хохряков. – М. : Наука, 1977. – 160 с.

183. Маладаева О. К. Экологическая тропа как форма экологического образования и оптимизации рекреационной деятельности / О. К. Маладаева, Т. Б. Цырендоржиева // Вестник Бурятского унив., 2010. – № 4 – С. 45–47.

184. Малиновський К. А. Структура популяцій рослин у Карпатах / К. А. Малиновський, Й. В. Царик // Український ботанічний журнал. – 1991. – Т. 48, № 6. – С. 82–87.

185. Малиновський А. К. Екологічна ніша в природних та антропогенно змінених фітоценозах / А. К. Малиновський, В. Г. Кияк, В. М. Білонога // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 2004. – Львів. – Т. 19. – С. 83–96.

186. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / С. А. Мамаев. – М. : Наука, 1972. – 285 с.

187. Мамаев С. А. Принципы современной лесной экологии / С. А. Мамаев, С. Н. Санников // Проблемы лесоведения и лесной экологии. – Ч. I. – М., 1990. – С. 34–36.

188. Маринич А. М. Природа Украинской ССР. Ландшафты и физико-географическое районирование / А. М. Маринич, В. М. Пащенко, П. Г. Шищенко. – К. : Наук. думка, 1985. – 224 с.

189. Маринич О. М. Удосконалена схема фізико-географічного районування України / О. М. Маринич, Г. О. Пархоменко, П. Г. Шищенко // Укр. геогр. журн. – 2003. – № 1. – С. 16–20.

190. Марков М. В. Опыт аллометрического анализа гетерогенности популяций растений / М. В. Марков // Жизнь популяций в гетерогенной среде. – Йошкар-Ола : Периодика Марий Эл. – 1998. – Кн. 1. – С. 130–140.

191. Мартынюк А. А. Сосновые экосистемы в условиях аэротехногенного загрязнения / А. А. Мартынюк. – М. : ВНИИЛМ, 2004. – 160 с.
192. Матушевич Л. М. Особенности таксационной структуры лесного фонда восточного Полесья Украины / Л. М. Матушевич, П. И. Лакида // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. – 2014. – Т. 18. – №. 1 (100). – С. 39-45.
193. Мауринь А. М. Прогнозирование в ботанике / А. М. Мауринь // Ученые записки Латвийского государственного университета. – 1971. – Т. 153. – С. 3–9.
194. Межжерин В. А. Специфіка екологічного моніторингу / В. А. Межжерин // Екологія. – 1996. – № 2. – С. 83–88.
195. Методы изучения лесных сообществ / Е. Н. Андреева, И. Ю. Баккал, В. В. Горшков, И. В. Лянгузова. – СПб. : НИИХ, 2002. – 240 с.
196. Минин А. А. Фенология Русской равнины / А. А. Минин. – М. : АБФ, 2000. – 160 с.
197. Миркин Б. М. Метод классификации растительности по Браун-Бланке в СССР / Б. М. Миркин // Успехи современной биологии. – 1987. – Т. 104, № 1 (4). – С. 145–159.
198. Миркин Б. М. Наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. – Уфа : Гилем, 1998. – 413 с.
199. Миркин Б. М. Экология / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. – Уфа : Восточный университет, 1998. – 168 с.
200. Миркин Б. М. Современная наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. – М. : Логос, 2001. – 264 с.
201. Михайлова Н. В. Скорость освоения территории неморальными видами трав (модельный подход) / Н. В. Михайлова, Н. Е. Богданова, А. В. Михайлов // Бюллетень МОИП, отд. биол. – 2006. – Т. 111, вып. 1. – С. 37–44.

202. Мовчан Я. І. Формуючи зелений шлях України і проблеми, партнери, пошук / Я. І. Мовчан // Зб. «Збереження і моніторинг біологічного та ландшафтного різноманіття в Україні». – К. : НЕУУ, 2000. – С. 77-79.

203. Мозговая О. А. О взаимоотношениях между видами травяного яруса в липово-ландышевой дубраве / О. А. Мозговая, О. М. Кривошеева // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. – Куйбышев, 1982. – С. 70–81.

204. Молчанов А. А. Гидрологическая роль леса / А. А. Молчанов. – М. : Изд-во АН СССР, 1960. – 468 с.

205. Молчанов А. А. Влияние леса на окружающую среду / А. А. Молчанов. – М., 1973. – 353 с.

206. Моніторинг живого надґрунтового покриву в свіжому сосново-дубовому суборі Київського Полісся / А. В. Циліорик, В. О. Рибак, Н. В. Максимчук, О. В. Рибак // Наукові доповіді НУБіП. – 2010. – № 17. – С. 1–15.

207. Мониторинг состояния лесов в Европе. – Женева : ООН, 2002. – 16 с.

208. Морозов Г. Ф. Учение о лесе / Г. Ф. Морозов. – М.-Л. : Гослесбумиздат, 1949. – 455 с.

209. Морозов О. В. Состояние брусничников в лесах Белоруси / О. В. Морозов // Состав и мониторинг лесов на рубеже XXI века. – Минск, 1998. – С. 221–223.

210. Муратов Ю. М. Экологическая изменчивость брусники в лесах Центральной Якутии / Ю. М. Муратов, Г. А. Богданова // Экология растительности Средней Сибири. – Красноярск, 1983. – С. 35–37.

211. Назаренко Н. Н. Информативность видов при оценке местообитаний фитоиндикационными методами / Н. Н. Назаренко // Вісник Дніпропетровського університету. – 2009. – Т. 1, вип. 17. – С. 143–151. – (Серія «Біологія і екологія»).

212. Назаренко Н. М. Екологічні шкали видів флори листяних лісів північного степу України / Н. М. Назаренко // Вісник Дніпропетровського університету. – 2014. – №1(33). – С. 184–190.

213. Національний природний парк «Мале Полісся» – наукові нариси до створення / Т. Л. Андрієнко, Р. Г. Білик та ін. – Хмельницький, 2011. – 92 с.

214. Невидомова Е. В. Морфология доминантов травяно-кустарничкового яруса природоохранной территории нижегородского мегаполиса «Стригинский бор» / Е. В. Невидомова // Modern Phytomorphology. – 2012. – № 2. – С. 113–116.

215. Некрасова Т. П. Плодоношение сосны в Западной Сибири / Т. П. Некрасова. – Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1960. – 131 с.

216. Немченко В. А. Сукцессионная динамика травостоя нагорной дубравы заповедника «Белогорье» / В. А. Немченко // Флора и растительность центрального Черноземья – 2013. – Курск, 2013. – С. 121–127.

217. Нестеров В. Г. Общее лесоводство / В. Г. Нестеров. – М.–Л. – 1954. – 655 с.

218. Нечаев В. А. Птицы-потребители и распространение плодов и семян древесных растений в Приморском крае / В. А. Нечаев // Бюллетень МОИП, отделение биологии. – 2001. – Т. 106, вып. 2. – С. 14–21.

219. Нечаева И. С. Влияние сорняков на сезонный рост сеянцев ели / И. С. Нечаева, Н. А. Бабич // Экологические проблемы Севера. – Архангельск, 2010. – Вып. 13. – С. 61–63.

220. Николаева С. А. Сезонная динамика нижних ярусов леса в пригороде Томска / С. А. Николаева, А. Н. Панов, Н. В. Климова // Лесопользование, экология и охрана лесов. – Томск, 2005. – С. 107–110.

221. Николаева С. А. Сезонная динамика травяного яруса лиственно-сосновых травяных сообществ в пригородных лесах г. Томска / С. А. Николаева, Н. В. Климова // Вестник Томского государственного университета. – 2010. – № 1(9). – С. 78–92. – (Серия «Биология»).

222. Огиевский В. В. Сныть обыкновенная на лесокультурных площадях в группе широколиственных типов леса / В. В. Огиевский, А. А. Медведева // Лесная геоботаника и биология древесной растительности. – Брянск, 1982. – № 8. – С. 82–84.

223. Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М. : Мир, 1975. – 740 с.

224. Онищенко В. А. Флористична класифікація рослинності Українського Полісся / В. А. Онищенко // Фіторізноманіття Українського Полісся та його охорона. – К. : Фітосоціоцентр, 2006. – С. 43–84.

225. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Том I / Ответственный и научный редактор профессор Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : МарГУ, 1997. – 240 с.

226. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Том II / Ответственный и научный редактор профессор Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : МарГУ. – 2000. – 268 с.

227. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Том III / Ответственный и научный редактор профессор Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : МарГУ. – 2002. – 280 с.

228. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Научное издание. Том IV / Ответственный и научный редактор профессор Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : МарГУ, 2004. – 240 с.

229. Онтогенетический атлас растений. Научное издание. Том VI / Ответственный и научный редактор профессор Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : МарГУ, 2011. – 336 с.

230. Онтогенетический атлас растений: научное издание. Том VII / Ответственный и научный редактор профессор Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : МарГУ, 2013. – 364 с.

231. Офіційні переліки регіонально рідкісних рослин адміністративних територій України. – К., 2012. – 148 с.

232. Пааль Т. В. Влияние фитогенных полей деревьев на урожайность брусники / Т. В. Пааль, Я. Л. Пааль // Растительные ресурсы. – 1981. – Т. 17, № 1. – С. 68–74.

233. Пааль Т. Структура ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* L. / Т. Пааль, Я. Пааль. – Таллин : Валгус, 1989. – 212 с.

234. Палкина Т. А. Почвенные запасы жизнеспособных семян в трех лесных фитоценозах различного происхождения / Т. А. Палкина, В. В. Петров // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1986. – Т. 91, № 2. – С. 144–152.

235. Панченко С. М. До створення Деснянсько-Старогутського національного парку / С. М. Панченко // Вісник Сумського державного аграрного університету. – 1998. – Вип. 2. – С. 52–54.

236. Панченко С. М. Рослинність Старогутського лісового масива / С. М. Панченко // Укр. ботан. журн., 2001. – Т. 58, № 6. – С. 684–693.

237. Панченко С. М. До характеристики проектованого НПП Середньо-Сеймський / С. М. Панченко // Актуал. проблеми флорист., системат., екології та збереження фіторізноман. – Львів, 2002. – С. 226–228.

238. Панченко С. М. Флора національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» та проблеми охорони фіторізноманіття Новгород-Сіверського Полісся / С. М. Панченко. – Суми: Університетська книга, 2005. – 170 с.

239. Панченко С. М. Лесная растительность национального природного парка «Деснянско-Старогутский» : монография / С. М. Панченко. – Сумы : Университетская книга, 2013. – 312 с.

240. Парфенов В. И. Фитоценотические особенности еловых лесов в южной части ареала (в Полесье) / В. И. Парфенов // Геоботанические исследования. – Минск : Наука и техника, 1966. – С. 113–117.

241. Перевозникова В. Д. Видовой состав и структура живого напочвенного покрова в сосняках после контролируемых выжиганий / В. Д. Перевозникова, Г. А. Иванова, В. А. Иванов // Сибирский экологический журнал. – 2005. – № 1. – С. 135–141.

242. Петров А. Использование лесов для осуществления рекреационной деятельности / А. Петров // Устойчивое лесопользование, 2009. – № 2 (21). – С. 2–3.

243. Петров В. В. О фитоценотическом ареале и фитоценотической приуроченности некоторых лесных растений Подмосковья / В. В. Петров // Вестник ЛГУ. – 1967. – № 4. – С. 92–97.

244. Петров В. В. Содержание покоящихся жизнеспособных семян растений в почве некоторых типов хвойного леса / В. В. Петров // Вестник МГУ. – 1981. – № 3. – С. 308. – (Серия «Биология»).

245. Петров В. В. Некоторые результаты изучения почвенного запаса жизнеспособных семян растений в лесах Подмосковья / В. В. Петров // Доклады МОИП. – 1983. – С. 126–128. – (Серия «Зоология и ботаника»).

246. Петров В. В. Содержание покоящихся жизнеспособных семян растений в почве старовозрастного коренного елового леса / В. В. Петров // Ботанический журнал. – 1986. – Т. 71, № 9. – С. 1227–1230.

247. Петров В. В. Банк семян в почвах лесных фитоценозов европейской части СССР / В. В. Петров. – М. : Изд-во Московского университета, 1989. – 176 с.

248. Петровский В. В. Синузии как форма совместного существования растений / В. В. Петровский // Ботанический журнал. – 1961. – Т. 46, № 11. – С. 1615–1626.

249. Петропавловский Б. С. К влиянию полноты кедрово-широколиственных насаждений на снеготаяние и снегонакопление / Б. С. Петропавловский // Сборник трудов Дальневосточного НИИ лесного хозяйства. – 1969. – Вып. 9. – С. 201–212.

250. Печникова С. С. Сорная растительность лесосек в типе сосняк зеленомошный / С. С. Печникова // Известия Казанского лесотехнического института. – 1931. – № 2–3. – С. 321–342.

251. Платонова Е. А. Фитоценотическая роль липы сердцелистной (*Tilia cordata* Mill.) на природных и урбанизированных территориях

[Электронный ресурс] / Е. А. Платонова, А. С. Лантратова, К. Ю. Голубкин. – Режим доступа: <http://hortus.karelia.ru/bgm/hb.htm>.

252. Полевая геоботаника / ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагин. – Т.3. – М. –Л. : Наука, 1964. – 530 с.

253. Полуянова В. И. Структура и организация ценопопуляций травянистых наземно-ползучих растений / В. И. Полуянова: тезисы докладов 7 съезда ВБО. – Донецк, 1983. – С. 161.

254. Полякова Т. Я. Комплексная оценка травяного покрова лесов многоцелевого назначения / Т. Я. Полякова // Лесная геоботаника и биология древесных растений. – Брянск, 1985. – С. 97–102.

255. Полянская Т. А. Экологическая пластичность седмичника европейского (*Trien-talis europaea* L.) в национальном природном парке «Марий Чодра» / Т. А. Полянская // Вестник Томского государственного педагогического университета. – 2010. – № 3 (93). – С. 1–11.

256. Пономарев А. Н. О постановке и направлениях аутэкологических исследований / А. Н. Пономарев // Ученые записи Пермского университета. – 1970. – № 206. – С. 3–10. – (Серия «Биология»).

257. Попович С. Ю. Наукові орієнтири в стратегії збереження ценотичного різноманіття лісів України / С. Ю. Попович // Зб. "Збереження і моніторинг біологічного та ландшафтного різноманіття в Україні. – К. : НЭЦУ, 2000. – С. 174-178.

258. Попович С. Ю. Заповідне лісознавство: навчальний посібник / С. Ю. Попович, О. М. Корінько, П. М. Устименко. – Тернопіль, 2009. – 384 с.

259. Популяционные и фитоценотические методы анализа биоразнообразия растительного покрова / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, Л. Г. Ханина и др. // Сохранение и восстановление биоразнообразия. – М. : Издательство Научного и учебно-методического центра, 2002. – С. 78–107.

260. Природа Украинской ССР. Почвы / [Вернадер Н. Б., Гоголев И. Н., Ковалишин Д. И. и др.] ; под ред. Н. Б. Вернадер. – К. : Наук. думка, 1986. – 313 с.

261. Прокопьева Л. В. Некоторые особенности организации подземных побегов брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea L.*) / Л. В. Прокопьева // Программа и тезисы докладов Всероссийского совещания. – Сыктывкар, 2000. – С. 130–131.

262. Прокопьева Л. В. Экологические особенности популяций брусники *Vaccinium vitis-idaea L.* в условиях подтаежных лесов Марийской низменности : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук / Л. В. Прокопьева. – Н. Новгород, 2006. – 21 с.

263. Протасов А. А. Биоразнообразие и его оценка / А. А. Протасов. – К., 2002. – 105 с.

264. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Тр. БИН АН СССР. Сер. Геоботаника. – М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1950. – Вып. 6. – С. 7–204.

265. Работнов Т. А. К методике наблюдения над травянистыми растениями на постоянных площадках / Т. А. Работнов // Ботанический журнал. – 1951. – Т. 36, № 6 – С. 450–457.

266. Работнов Т. А. Фитоценология / Т. А. Работнов. – М. : МГУ, 1978. – 384 с.

267. Ракова М. В. Биология редких видов растений заповедника «Кедровая Падь» / М. В. Ракова. – Владивосток : Дальнаука, 1992. – 175 с.

268. Раритетний ценофонд лісів України: аналіз та категоризація / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, П. М. Устименко, С. Ю. Попович та ін. // Український ботанічний журнал. – 2002. – Т. 59, № 4. – С. 470–475.

269. Рассашко И. Ф. Общая экология / И. Ф. Рассашко, О. В. Ковалева, А. В. Крук. – Гомель : ГГУ, 2010. – 252 с.

270. Розанова М. А. Обзор литературы по родам *Vaccinium L.* (бруснике, чернике и голубике) и *Oxycoccus Hill.* (клюкве) / М. А. Розанова // Труды по прикладной ботанике и селекции. – 1934. – Серия 3, № 2. – С. 121–186.

271. Розенберг Г. С. Модели в фитоценологии / Г. С. Розенберг. – М. : Наука, 1984. – 240 с.
272. Романовский М. Г. Лес и климат центральной полосы России / М. Г. Романовский, Р. В. Щекалев. – Архангельск : Правда Севера, 2009. – 110 с.
273. Ростова Н. С. Корреляции морфологических признаков и их значимость / Н. С. Ростова // Материалы второго Всесоюзного совещания «Современные проблемы экологии, анатомии растений». – Владивосток, 1991. – С. 142–144.
274. Ротов Р. А. Морфогенез жизненной формы кустарничка у *Calluna vulgaris* L. Hill. в условиях Прибалтики / Р. А. Ротов // Бюллетень МОИП (отд. биол.). – 1960. – Т. 65, вып. 2. – С. 91–94.
275. Рысин Л. П. Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях / Л. П. Рысин, Т. Н. Казанцева // Ботанический журнал. – 1975. – Т. 60, № 2. – С. 199–209.
276. Рысина Г. П. К характеристике семенной продуктивности некоторых лесных травянистых растений / Г. П. Рысина // Сложные боры хвойно-широколиственных лесов. – М., 1968 – С. 64–74.
277. Рысина Г. П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья / Г. П. Рысина. – М. : Наука, 1973. – 216 с.
278. Саввинов Д. Д. Задержание осадков кронами деревьев и влияние на него рубок разной интенсивности / Д. Д. Саввинов // Вопросы науки в трудах молодых ученых Якутии. – Якутск, 1971. – С. 235–238.
279. Савоськин И. П. Биологические особенности луковичных геофитов в связи с их экологией в настоящем и прошлом / И. П. Савоськин // Ботанический журнал. – 1960. – Т. 45, № 7. – С. 1073–1078.
280. Салтыков А. Н. Структурно-функциональные особенности естественного возобновления придонецких боров / А. Н. Салтыков. – Харьков : ХНАУ, 2014. – 361 с.

281. Самойлов Ю. И. Анализ фитогенных полей некоторых травянистых растений / Ю. И. Самойлов, Т. Н. Тархова: Тезисы докладов 7 делегатского съезда ВБО. – Л., 1983. – С. 167–168.

282. Самойлов Ю. И. Анализ сукцессионной мозаики напочвенного покрова с использованием марковских моделей / Ю. И. Самойлов, Т. Н. Тархова // Ботанический журнал. – 1985. – Т. 70, № 1. – С. 12–22.

283. Сахаров М. И. Промерзание и размерзание почв в лесных фитоценозах / М. И. Сахаров // Метеорология и гидрология. – 1938. – № 11. – С. 12.

284. Сахаров М. И. Влияние лесных фитоценозов на снеговой покров / М. И. Сахаров // Лесное хозяйство. – 1939. – № 5. – С. 62–68.

285. Сахаров М. И. Фитоклиматы лесных фитоценозов / М. И. Сахаров // Труды Брянского лесного института. – 1940. – Т. 4. – С. 115–157.

286. Сахаров М. И. Влияние ветра на почву в лесу / М. И. Сахаров // Почвоведение. – 1949. – № 12.

287. Сахаров М. И. О зависимости развития лесных травянистых растений от условий обитания / М. И. Сахаров // Сборник научных трудов института ботаники АН БелССР. – Минск, 1951. – Вып. 2. – С. 155–169.

288. Свириденко В. Є. Лісова екологія та типологія / В. Є. Свириденко. – К. : НАУ, 2004. – 80 с.

289. Семенов С. М. Выявление климатических изменений / С. М. Семенов, В. В. Ясюкович, Е. С. Гельвер. – М. : Изд. центр «Метеорология и гидрология», 2006. – 324 с.

290. Семенова О. П. Особенности лесной ценофлоры в лесостепном Заволжье / О. П. Семенова, М. М. Матвеев // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя : ЗНУ, 2009. – Вип. 14, № 1. – С. 11–21.

291. Семенищенков Ю. А. Флористическое разнообразие широколиственных лесов Судость-Деснянского междуречья [Электронный ресурс] / Ю. А. Семенищенков. – 2010. – Режим доступа: <http://peeold.kpfu.ru/conf/botan200/p252.rtf>.

292. Семкин Б. И. Оценка жизненного состояния популяций *Dimeria neglecta* (*Poaceae*) на островах Русском и Путятина (Дальний Восток, Россия) / Б. И. Семкин, Г. Ю. Ким, Л. М. Борзова // Ботанический журнал. – 1995. – Т. 80, № 11. – С. 84–88.
293. Сенов С. Н. Лесоведение / С. Н. Сенов, А. В. Грязькин. – СПб., 2006. – 70 с.
294. Серебряков И. Г. О морфогенезе жизненной формы кустарничка у черники, брусники и некоторых болотных Ericaceae / И. Г. Серебряков, М. Б. Чернышова // Бюллетень МОИП. (отд. биол.). – 1955. – Т. 60, № 4. – С. 65–77.
295. Серебрякова И. Т. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав / И. Т. Серебрякова // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. – М., 1981. – С. 161–179.
296. Сидорук Б. С. Біологічні особливості копитняку європейського (*Asarum europaeum* L.) в умовах південної частини правобережного лісостепу України / Б. С. Сидорук // Інтродукція та акліматизація рослин на Україні. – 1973. – Вип. 6. – С. 32–38.
297. Синская Е. Н. К познанию видов в их динамике и взаимоотношениях с растительным покровом / Е. Н. Синская // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1930–1931. – Т. 25, вып. 2. – С. 199–206.
298. Скляр В. Г. Ценотические связи подроста клена остролистного и дуба обыкновенного в условиях Новгород-Сиверского Полесья / В. Г. Скляр // Биологический вестник МДПУ. – 2012. – № 3. – С. 77–89.
299. Скляр В. Г. Екологічна фізіологія рослин / В. Г. Скляр. – Суми : Університетська книга, 2015. – 259 с.
300. Слободян Г. М. Сравнительная характеристика структуры ценопопуляций черники в первичных и вторичных биогеоценозах Карпат / Г. М. Слободян // Биогеоценологические исследования на Украине. – Львов, 1984. – С. 136–137.

301. Слободян Г. М. Морфогенез черники в лесных и луговых фитоценозах Карпат / Г. М. Слободян // Флора и растительность Украины. – К., 1986. – С. 115–117.

302. Слободян Г. М. Применение математической модели для прогнозирования динамики численности популяций черники / Г. М. Слободян // Экология популяций. – Новосибирск, 1988. – Ч. 2. – С. 229–321.

303. Смелянский И. Э. Механизмы сукцессии / И. Э. Смелянский // Успехи современной биологии. – 1993. – Т. 113, № 1. – С. 36–45.

304. Смирнова О. В. Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой (*Carex pilosa* Scop.) и сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.) / О. В. Смирнова // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. – М. : Наука, 1967. – С. 100–114.

305. Смирнова О. В. Некоторые особенности жизненных циклов вегетативноподвижных растений (осока волосистая, сныть обыкновенная, копытень европейский, ветреница лютиковая) / О. В. Смирнова // Ученые записи Пермского педагогического института. – 1968. – Т. 64. – С. 153–158.

306. Смирнова О. В. Копытень европейский / О. В. Смирнова, К. В. Зворыкина // Биологическая флора Московской области. – 1974. – Вып. 1. – С. 41–51.

307. Смирнова О. В. Сныть обыкновенная / О. В. Смирнова // Биологическая флора Московской области. – 1974. – Вып. 1. – С. 131–141.

308. Смирнова О. В. Осока волосистая / О. В. Смирнова // Биологическая флора Московской области. – 1980. – Вып. 6. – С. 66–74.

309. Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов / О. В. Смирнова. – М. : Наука, 1987. – 207 с.

310. Смирнова О. В. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий / О. В. Смирнова, А. А. Чистякова, Р. В. Попадюк. – Пушино, 1990. – 92 с.

311. Смирнова О. В. Популяционная организация биоценотического покрова лесных ландшафтов / О. В. Смирнова // Успехи современной биологии. – 1998. – Т. 118, № 2. – С. 148–165.

312. Смирнова О. В. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / под ред. О. В. Смирновой. – М. : Наука, 2004. – Т. 1. – 479 с. – Т. 2. – 575 с.

313. Смоляк Л. П. Суточное изменение влажности почвы в сосновых фитоценозах / Л. П. Смоляк, А. С. Самцов, В. Г. Реуцкий // Тезисы докладов Всесоюзного совещания по изучению взаимоотношений растений в фитоценозах. – Минск, 1969.

314. Созинов А. А. Шляхи екологізації агросфери України / А. А. Созинов, Г. А. Белявский // Вісник Дніпропетровського державного університету. – 1999. – № 1–2. – С. 9–12.

315. Соломаха В. А. Синтаксономія рослинності України / В. А. Соломаха. – К. : Фітосоціоцентр, 1996. – 120 с.

316. Соломаха В. А. Синтаксономія рослинності України. Третє наближення / В. А. Соломаха. – К. : Фітосоціоцентр, 2008. – 296 с.

317. Сорока М. І. Сучасні риси лісової рослинності Українського Розточчя [Електронний ресурс] / М. І. Сорока. – Режим доступу : http://www.nbu.gov.ua /.../127_Soroka_LG_31.pdf.

318. Состояние лесов мира – 2009 / ФАО ООН. – Рим, 2009. – 171 с.

319. Спурр С. Г. Лесная экология / С. Г. Спурр, Б. В. Барнес. – М. : Лесная промышленность, 1984. – 480 с.

320. Стейн Ж. Всеєвропейська екологічна мережа / Ж. Стейн // Збереження і моніторинг біологічного та ландшафтного різноманіття в Україні. – К., 2000. – С. 22–25.

321. Сукачев В. Н. Краткое руководство к исследованию типов лесов. Изд-е 2-е. / В. Н. Сукачев. – М. Сельхозгиз, 1930. – 232 с.

322. Танцюра Б. Ф. Фактор трофності у лісовій типології / Б. Ф. Танцюра, А. Є. Червонний // Наукові доповіді НАУ. – 2007. – Т.3, №8. – С. 1–12.

323. Тарасов В. В. Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. Судинні рослини. Біолого-екологічна характеристика видів : монографія / В. В. Тарасов. – Д. : Вид-во ДНУ, 2005. – 276 с.

324. Тетерюк Л. В. Динамика годичных приростов корневищ *Asarum europaeum* L. на разных этапах онтогенеза в подзоне средней тайги Республики Коми / Л. В. Тетерюк // Программа и тезисы докладов всероссийского совета. – Сыктывкар, 2000. – С. 149–152.

325. Тимошевская Л. Б. К методике изучения форм биотических связей на примере сныти обыкновенной / Л. Б. Тимошевская // Взаимоотношения компонентов биогеоценозов южной тайги. – Калинин, 1985. – С. 138–149.

326. Тимошок Е. Е. Возрастная структура *Vaccinium vitis-idaea* L. в Западной Сибири / Е. Е. Тимошок, Н. В. Паршина // Растительные ресурсы. – 1992. – № 3. – С. 1–14.

327. Тишков А. А. Теория и практика сохранения биоразнообразия (к методологии охраны живой природы в России) / А. А. Тишков // BioDat, 2006. – С. 1–25.

328. Ткаченко М. Е. Общее лесоводство / М. Е. Ткаченко. – М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1955. – 599 с.

329. Торопова Н. А. Особенности демографии и стратегии длиннокорневищных растений / Н. А. Торопова // Экология популяций. – М., 1980. – Ч. 1. – С. 279–282.

330. Травлеев А. П. О термоизолирующей роли лесной подстилки / А. П. Травлеев // Почвоведение. – 1960. – № 10. – С. 92-95.

331. Травлеев А. П. Некоторые черты разложения органического опада древесных пород и взаимодействие продуктов их разложения с почвой / А. П. Травлеев // Вопросы степного лесоведения. – Д. : ДГУ, 1968. – С. 15-30.

332. Травлеев А. П. Типология степных лесов и лесное почвообразование / А. П. Травлеев, Н. А. Белова, Л. П. Травлеев // Питання степового лісознавства іта лісової рекультивації земель. – 2004. – Вип. 8. – С. 4–13.

333. Травлеев А. П. Лес как явление географическое / А. П. Травлеев, Н. А. Белова // Екологія та ноосферологія. – 2008. – Т. 19, № 3–4. – С. 5–8.

334. Трасс Х. Х. Геоботаника / Х. Х. Трасс. – Л. : Наука. 1976. – 252 с.

335. Трофимов Т. Т. О типах прорастания семян некоторых многолетников / Т. Т. Трофимов // Ботанический журнал. – 1963. – Т. 48, № 11. – С. 20-27.

336. Туровцев В. Д. Биоиндикация / В. Д. Туровцев, В. С. Краснов. – Тверь : Твер. гос. ун-т, 2005. – 260 с.

337. Тюлин С. Я. Некоторые данные о возрастном строении популяций черники в ельниках подзоны южной тайги / С. Я. Тюлин // Растительные ресурсы. – 1971. – Т. 7, № 4. – С. 599-602.

338. Тяк Г. В. Формирование почек и плодоношение *Vaccinium myrtillus* (*Vacciniaceae*) / Г. В. Тяк // Ботанический журнал. – 1984. – Т. 69, № 2. – С. 240–244.

339. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М. : Прогресс, 1980. – 326 с.

340. Уранов А. А. О сопряженности компонентов растительного ценоза / А. А. Уранов // Ученые записи факультета естествознания Московского государственного педагогического института. – 1935. – Вып. 1. – С. 59–85.

341. Уранов А. А. Количественное выражение межвидовых отношений в растительном сообществе / А. А. Уранов // Бюллетень МОИП. – 1955. – Т. 40, № 3. – С. 31–48. – (Серия «Биология»).

342. Уткин А. И. Биологическая продуктивность лесов / А. И. Уткин // Лесоведение и лесоводство. – М. : ВИНТИ, 1975. – Т. 1. – С. 8–189.

343. Фегри К. Основы экологии опыления / К. Фегри, Ван дер Пэйл Л. – М. : Мир, 1962. – 379 с.

344. Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України / Колектив авторів під ред. В. А. Онищенко і Т. Л. Андрієнко. – Ч.1, Ч.2. – Київ : Фітосоціоцентр, 2012. – 406 с., 580 с.

345. Фіторізноманіття Українського Полісся та його охорона / [Наук. ред. Т. Л. Андрієнко]. – К. : Фітосоціоцентр, 2006. – 316 с.

346. Фурдичко О. І. Лісове господарство України: перспективи розвитку при формуванні сталих агроєкосистем / О. І. Фурдичко // Агроєкологічний журнал. – 2003. – № 3. – С. 3–10.

347. Ханина Л. Г. Моделирование динамики разнообразия лесного напочвенного покрова / Л. Г. Ханина, М. В. Бобровский, А. С. Комаров // Лесоведение. – 2006. – № 1. – С. 70–80.

348. Харченко Н. А. К вопросу о естественном возобновлении дуба черешчатого под пологом материнского древостоя / Н. А. Харченко, Н. Н. Харченко // Научный журнал КубГАУ. – 2012. – № 76. – С. 1–12.

349. Хатмуллин Р. З. Оценка естественного возобновления сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в естественных и антропогеннонарушенных ландшафтах Южного Урала / Р. З. Хатмуллин, А. Ю. Кулагин, Р. В. Уразгильдин // Вестник ОГУ. – 2009. – № 6. – С. 412–414.

350. Царик И. В. Вплив випасання на ценопопуляційну структуру чагарничково-трав'яного ярусу *Piceetum myrtillosum* / И. В. Царик // Український ботанічний журнал. – 1984. – Т. 41, № 6. – С. 28–33.

351. Цыганов Ю. Л. Экоморфы и экологические свиты / Ю. Л. Цыганов // Бюллетень МОИП, отд. биол. – 1974. – Т. 79, № 2. – С. 23–29.

352. Червона книга України. Рослинний світ. / ред. Я. П. Дідух. – К. : Глобалконсалтинг, 2009. – 900 с.

353. Черкасов А. Ф. Классификация недревесных ресурсов / А. Ф. Черкасов, К. А. Миронов, В. В. Шутов // Лесное хозяйство, 2000. – № 4. – С. 40–41.

354. Чернов Ю. И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы / Ю. И. Чернов // Успехи соврем. биол. – 1991. – Т.111. – №4. – С. 499–507.

355. Чижикова В. А. О причинах неоднородности строения травяного покрова в дубовом лесу / В. А. Чижикова // Ботанический журнал. – 1967. – Т. 52, № 6. – С. 832–843.

356. Чиркова Н. Ю. Демографические характеристики популяций *Vaccinium vitia-idaea* L. в условиях южнотаежных лесов Кировской области / Н. Ю. Чиркова, Т. Л. Егошина // Вестник ОГУ. – 2007. – № 12. – С. 96–101.

357. Чиркова Н. Ю. Эколого-биологическая и ресурсная характеристика ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* L. в условиях южнотаежных лесов Кировской области : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук / Н. Ю. Чиркова. – Пермь, 2008. – 20 с.

358. Черноус О. П. Лісова рослинність Шосткінського геоботанічного району (Сумська обл.) / О. П. Черноус // Український ботанічний журнал. – 2006. – Т. 63, № 6. – С. 401–410.

359. Шабарова С. И. Фенология цветения и плодоношения дикорастущих ягодников Украинского Полесья / С. И. Шабарова // Вопросы индикационной фенологии и фенологического прогнозирования. – Л., 1972. – С. 170–174.

360. Шаврина Е. В. Продуктивность и возрастная структура ценопопуляций черники в различных эколого-фитоценологических условиях / Е. В. Шаврина // Популяция растений: принципы организации и проблемы охраны природы. – Йошкар-Ола, 1991. – С. 120–121.

361. Шаньгина Н. П. Запас семян в почве ельников черничных / Н. П. Шаньгина, П. А. Феклистов // Арктика и Север. – 2011. – № 2. – С. 189–193.

362. Шаньгина Н. П. Экологические факторы естественного возобновления под пологом ельников черничников : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук / Н. П. Шаньгина. – Архангельск, 2011. – 20 с.

363. Шахова О. В. Некоторые особенности роста и развития травянистых растений под пологом березового леса в условиях южной тайги // Лесоведение. – 1972. – № 3. – С. 71–75.

364. Швиденко А. З. Чистая первичная продукция лесных экосистем России: новая оценка / А. З. Швиденко, Д. Г. Щепашенко, Е. А. Ваганов // Доклады АН. – 2008. – Т. 421, № 6. – С. 822–825.

365. Шеляг-Сосонко Ю. Р. Ценотична різноманітність / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, С. Ю. Попович, П. М. Устименко. // 36. Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника. – К. : Інтерекоцентр, 1997. – С.114 – 162.

366. Шеляг-Сосонко Ю. Р. Біорізноманітність: парадигма та визначення / Ю. Р. Шеляг-Сосонко // Український ботанічний журнал. – 2007. – Т. 64, № 6. – С. 777–796.

367. Шеляг-Сосонко Ю. Р. Роль біорізноманітності на сучасному етапі цивілізації / Ю. Р. Шеляг-Сосонко // Український ботанічний журнал. – 2010. – Т. 67, № 1. – С. 3–15.

368. Шестакова Э. В. Онтогенез и популяционная структура некоторых доминантов липово-снытевых березняков / Э. В. Шестакова, С. Я. Файзуллина, И. А. Павлова // Популяция растений: принципы организации и проблемы охраны природы. – Йошкар-Ола, 1991. – С. 121–122.

369. Шивцова И. В. Поливариантность темпов развития *Fragaria vesca* L. в природных фитоценозах и посадках / И. В. Шивцова // Вестник Томского государственного университета. – 2009. – Вып. 321. – С. 204–208.

370. Шик М. М. Сезонное развитие травяного покрова дубравы / М. М. Шик // Ученые записи Московского государственного педагогического института. – 1953. – Т. 73 – С. 189–194.

371. Широких П. С. Синтаксономический анализ восстановительных сукцессий сплошных вырубок на месте светлохвойных гемибореальных

лесов Южного Урала / П. С. Широких // Известия Самарского научного центра РАН. – 2012. – Т. 14, № 1 (5). – С. 1407–1411.

372. Шитиков В. К. Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения / В. К. Шитиков, Г. С. Розерберг // Сборник научных трудов, посвященный памяти А. И. Баканова. – Тольятти : СамНЦ РАН, 2005. – С. 91–129.

373. Шнелле Ф. Фенология растений / Ф. Шнелле. – Л. : Гидрометеоздат, 1961. – 258 с.

374. Шульц Г. Э. Общая фенология / Г. Э. Шульц. – Л. : Наука, 1981. – 188 с.

375. Шутов В. В. Влияние экологических факторов на урожайность *Vaccinium myrtillus* и *Oxycoccus palustris* (Ericaceae) / В. В. Шутов // Ботанический журнал. – 1985. – Т. 70, № 12. – С. 1647–1653.

376. Шутов В. В. Структура, динамика и плодоношение популяций кустарничковых растений / В. В. Шутов. – Кострома : КГТУ, 2000. – 100 с.

377. Щербина В. Г. Характеристика травяно-кустарничкового яруса рекреационных буково-самшитовых биогеоценозов [Электронный ресурс] / В. Г. Щербина. – Режим доступа: <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2005/243.pdf>.

378. Эглите А. Облесение сухих верещатников и вопрос о микоризе / А. Эглите // Труды института лесохозяйственных проблем. – Рига, 1953. – Вып. 7 – С. 244–251.

379. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / Л. А. Жукова, Ю. А. Дорогова, Н. В. Турмухаметова и др. – Й-Ола : МарГУ, 2010. – 368 с.

380. Юрцев Б. А. Мониторинг биоразнообразия на уровне локальных флор / Б. А. Юрцев // Ботанический журнал. – 1997. – Т. 82, № 6. – С. 60–69.

381. Яблокова Л. П. Возрастная структура ценопопуляций *Asarum europaeum* L. в черневых лесах Салаирского края / Л. П. Яблокова // Экология. – 1984. – № 2. – С. 43–47.

382. Якимчук А. Ю. Характеристика стану біорізноманіття: порівняльний аналіз системи державного управління України та розвинених держав світу / А. Ю. Якимчук // Державне будівництво. – 2013. – №. 2. – С. 1–8.
383. Якубенко Б. Є. Популяція і фітоценоз. Методи вивчення популяцій / Б. Є. Якубенко, І. М. Григора. – К. : НАУ, 2003. – 35 с.
384. Якубенко Б. Є. Геоботаніка: тлумачний словник / Б. Є. Якубенко, С. Ю. Попович, І. П. Григорюк – К. : Фітосоціоцентр, 2011. – 420 с.
385. Якушенко Д. М. Класифікація екосистем Житомирського Полісся. – Укр. фітоцен. зб., 2005. – Сер. С., вип.. 1(23). – С. 15-35.
386. Яценко А. Д. Методика рекреаційних досліджень у лісокультурних ландшафтах північно-західного Приазов'я / А. Д. Яценко // Географія та туризм. – 2012. – №. 21. – С. 70–73.
387. Яценко Л. Д. Екологічний вимір стану національної безпеки / Л. Д. Яценко // Екологічна безпека та природокористування. – 2014. – №. 16. – С. 23–31.
388. A handbook of protocol for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide / J. Cornelissen, S. Lavorel, E. Garnier et al. // Austr. J. Bot. – 2003. – Vol. 51. – P. 335–380.
389. Antos J. Ecological implication of belowground morphology of nine coniferous forest herbs / J. Antos, D. B. Zobel // Bor. Gaz. – 1984. – Vol. 145, no. 4. – P. 508–517.
390. Ashman T. L. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences / T. L. Ashman, T. M. Knight, J. Steets et al. // Ecology. – 2004. – Vol. 85, no. 9. – P. 2408–2421.
391. Barclay-Estrup P. Seed-shedding in heather (*Calluna vulgaris* (L.) Hill.) / P. Barclay-Estrup, C. H. Gimingham // Trans. Bot. Soc. – Edinburgh, 1975. – Vol. 42, № 3. – P. 275–278.
392. Barnes B. V. Forest ecology / B. V. Barnes, D. K. Zak, S. R. Dentos, S. H. Spurn // J. Wiley a. Sons., 1997. – 774 p.

393. Barrett S. C. The reproductive biology of boreal forest herbs. I. Breeding system and pollination / S. C. Barrett, K. Helenurm // *Canad. J. Bot.* – 1987. – Vol. 65. – P. 2036–2046.
394. Baskin C. C. Ecology of seed dormancy and germination / C. C. Baskin, J. M. Baskin // *Population biology of grasses* / ed. G.P. Cheplick. – Cambridge Univ. Press. – 1998. – P. 30–83.
395. Bell A. D. Adaptive architecture in rhizomatous plants / A. D. Bell // *Bot. J. Linn. Soc.* – 1980. – Vol. – P. 125–160.
396. Berg H. Population dynamics in *Oxalis acetosella*: the significance of sexual reproduction in a clonal, cleistogamous forest herb / H. Berg // *Ecography.* – 2002. – Vol. 25, no. 2. – P. 233–243.
397. Berdowski J. Vegetative regeneration of *Calluna vulgaris* at different age and fertilizer levels / J. Berdowski, H. Siepel // *Biol. Conserv.* – 1988. – Vol. 46, no. 2. – P. 85–93.
398. Bernátsky J. E. Beobachtung an *Majanthemum bifolium* / J. E. Bernátsky // *Ann. Hist.-natur. Mus. Nation. Hungarici.* – 1903. – Vol. 1. – S. 561–565.
399. Bertness M. D. Positive interactions in communities / M. D. Bertness, R. Callaway // *Trend Ecol. Evol.* – 1995. – № 9. – P. 191–193.
400. Bierzychudek P. Life histories and demography of shade-tolerant temperate forest herbs: a review / P. Bierzychudek. – *New Phytol.* – 1982. – Vol. 90. – P. 757–776.
401. Biodiversity, climate change and ecosystem services / H. Mooney, A. Lavigauderie, M. Cesario et al. // *Current opinion in environmental sustainability.* – 2009. – Vol. 1. – P. 46–54.
402. Brooker R. W. The balance between positive and negative plant interaction and its relationship to environmental gradients: a model / R. W. Brooker, T. V. Callaghan // *Oikos.* – 1998. – Vol. 81, no. 1. – P. 196–207.
403. Brys R. Pollination efficiency and reproductive patterns in relation to local plant density, population size, and floral display in the rewarding *Listera*

ovata (Orchidaceae) / R. Brys, H. Jacquemyn, M. Hermy // *Botan. J. Linnean Society*. – 2008. – Vol. 157. – P. 713–721.

404. Burdon J. J. Relative growth rates in individual members of a plant population / J. J. Burdon, J. Z. Harper, *J. Ecol.* – Vol. 68, no. 3. – 1980. – P. 953–957.

405. Čabart J. The temperature and moisture regimes in the upper layers of soil and lower layers of air under stands pine (*Pinus resinosa*) and spruce (*Picea glauca*) / J. Čabart // *Sci. agric. bohrososl.* – 1970. – Vol. 2, no. 2.

406. Connell J. H. The ecological regulation of species diversity / J. H. Connell, E. Orias // *Amer. Natur.* – 1964. – Vol. 98, no. 903. – P. 399–414.

407. Convention of Biological Diversity of the IUCN. – Rio de Janeiro, 1992.

408. Cook R. E. Clonal plant population / R. E. Cook // *Amer. Scientist.* – 1981. – Vol. 71. – P. 244–253.

409. Crawley M. J. The population dynamics of plants [and discussion] / M. J. Crawley, G. J. S. Ross // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. – 1990. – T. 330. – №. 1257. – C. 125–140.

410. Dahlgren J. P. Variation in vegetative and flowering phenology in a forest herb caused by environmental heterogeneity / J. P. Dahlgren, H. Zeipel, J. Ehrlen // *Amer. J. Botan.* – 2007. – Vol. 94, no. 9. – P. 1570–1576.

411. De Witt L. Longevity of clonal plants: why it matters and how to measure it / L. De Witt, J. Stuklin // *Amer. Bot.* – 2010. – Vol. 106, no. 6. – P. 859–870.

412. Didukh Ya. P. The ecological scales for the species o Ukrainian flora and their use in synphytoindication / Ya. P. Didukh. – Kyiv : Phytosociocentre, 2011. – 176 p.

413. Ecosystem consequences of changing biodiversity: experimental evidence and a research agenda for the future / F. S. Chapin III, O. E. Sala, I. C. Burke et. at. // *Bio-science*. – 1998. – Vol. 48. – P. 45–52.

414. Ellenberg H. Wiesen und Weiden und ihre Standortliche Bewertung. Stuttgart [Electronic resource] / H. Ellenberg. – 1952. – access mode : <http://mfd.cepl.rssi.ru/flora/ecoscale.htm>.

415. Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer / H. Ellenberg – Sicht. 5. – Aufl. Ulmer, Stuttgart. – 1996. – 1096 s.

416. Ewald J. The influence of coniferous canopies on understorey vegetation and soil in mountain forests / Jörg Ewald // Appl. Veget. Sci. – 2000. – № 3. – P. 123–134.

417. Falk D. A. Foundation of restoration ecology. – Washington: Island Press / D. A. Falk, M. Palmer, J. B. (eds.). – Zedler. – 2006. – 379 p.

418. Fenner M. The phenology of growth and reproduction in plants / M. Fenner // Perspect. in Plant Ecol., Ecol. a. System. – 1998. – Vol. 1, no. 1. – P. 78–91.

419. Ghazoul J. Pollen and seed dispersal among dispersed plants / J. Ghazoul // Biol. Rev. – 2005. – Vol. 80. – P. 413–443.

420. Gilliam F. S. The ecological significance of the herbaceous layer in forest ecosystems / F. S. Gilliam. – BioScience. – 2007. – Vol. 57. – P. 845–858.

421. Gimingham C. H. Calluna Salisb. / C. H. Gimingham // J. Ecol., 1960. – Vol. 48. – P. 455–483.

422. Gimingham C. H. Ecology of heathland / C. H. Gimingham, F. S. Gilliam. – L. : Chapman. Hall, 1972. – 266 p.

423. Givnish T. J. Comparative studies of leaf form assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constrains / T. J. Givnish // New Phytol. – 1987. – Vol. 106. – P. 131–160.

424. Goncharenko I. V. Floristic classification of the woods of Sumy forest-steppe region [Electronic resource] / I. V. Goncharenko // Ukr. Phytocoen. Col. – 2010. Ser. A. – P. 1–16. – access mode : <http://www.foxitsoftware.com>.

425. Grace J. A. Physiological and mathematical study of the growth and productivity of a *Calluna-Sphagnum* community / J. Grace, H. W. Woolhouse // *J. Appl. Biol.* – 1973. – Vol. 10, № 1. – P. 77–91.

426. Grime J. P. Relative growth-rate: its range and adaptive significance in lokal flora / J. P. Grime, R. Hunt // *J. Ecology.* – 1975. – Vol. 63, no. 2. – P. 393–422.

427. Grime J. P. *Plant strategies and vegetation processes.* – Chichesteri : Wiley. – 1979. – 258 p.

428. Grubb P. J. A positive distrust in simplicity – lessons from plant defenses and from competition among plants and animals / P. J. Grubb // *J. Ecol.* – 1992. – Vol. 80, no. 4. – P. 585–610.

429. Harper J. L. The demography of plants with clonal growth / J. L. Harper // *Structure and functioning of plant populations.* – North-Holland. – Amsterdam, 1978. – P. 27–48.

430. Hawkworth D. L. *Plant conservation and biodiversity* / D. L. Hawkworth, A. T. Bull. – Dordrecht : Springer Verlag., 2007. – 420 p.

431. Helenurm K. The reproductive biology of boreal forest herbs. II. Phenology of flowering and fruiting / K. Helenurm, S. C. Barrett // *Canad. J. Botan.* – 1987. – Vol. 65. – P. 2047–2056.

432. Heller N. E. Biodiversity management in the face of climate change: a review of 22 years of recommendation / N. E. Heller, E. S. Zavaleta // *Biol. Conserv.* – 2008. – Vol. 142, no. 1. – P. 14–32.

433. Holeksa J. Biased vegetation patterns and detection of vegetation changes using phytosociological database. A case study in forests of the Babia Góra National Park (the west Carpathians, Poland) / J. Holeksa, G. Woźniak // *Phytocoenologia.* – 2005. – Vol. 35, no. 1. – P. 1–18.

434. Hunt R. *Plant growth analysis* / R. Hunt. – L. : E. Arnold, 1978. – 67 p.

435. Hunter A. F. *Plants helping plants* / A. F. Hunter, L. W. Aarssen // *Bioscience.* – 1999. – Vol. 38. – P. 34–39.

436. Hurlbert S. H. The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters / S. H. Hurlbert // *Ecology*. – 1971. – Vol. 52. – P. 577–586.
437. Kayll A. J. Vegetative regeneration of *Calluna vulgaris* after fire / A. J. Kayll, C. H. Gimingham // *J. Ecol.* – 1965. – Vol. 53, no. 3. – P. 127–134.
438. Keddy P. A. Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities / P. A. Keddy // *Perspectives on plant competition*. – 1990. – T. 265. – C. 90.
439. Klika J. *Nauka o rostlinných společenstvech* / J. Klika. – Praha, 1955. – 361 c.
440. Landolt E. *Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora* [Electronic resource] / E. Landolt. // *Veroff. Geobot. Inst. Eidgenoss. techn. Hochschule. – Zürich*. – 1977. – H. 64. – 208 s. – access mode : <http://mfd.cepl.rssi.ru/flora/ecoscale.htm>.
441. Lovejoy T. Climate change and biodiversity / T. Lovejoy // *Rev. sci. tech. Off. int. Epiz.* – 2008. – Vol. 27, no. 2. – P. 1–8.
442. Maarel van der E. Variation in species richness on small grassland quadrates: niche structure or small-scale plant mobility? / E. Maarel van der, V. Noest, M. W. Palmer // *J. Veg. Sci.* – 1995. – Vol. 6. – P. 741–752.
443. *Mapping and Assessment of Ecosystems and their Services. An analytical framework for ecosystem assessments under Action 5 of the EU Biodiversity Strategy to 2020*. – EU, 2013. – 60 p.
444. Matuszkiewicz W. *Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski* / W. Matuszkiewicz. – Warszawa : PWN, 2001. – 537 s.
445. *Methods of growth analysis* / J. Květ, J. P. Ondok, J. Nečas, P. G. Jarvis // *Plant photosynthetic production*. – The Hague. – 1971. – P. 343–391.
446. Mishra S.R. *Plant reproduction*. – New Delhi : Discovery Publ. Heuse, 2005. – 357 p.
447. Moszińska B. Some problems on ecology of *Vaccinium myrtillus* L. in pine forest communities / B. Moszińska // *Pol. Ecol. Stud.* – 1985. – Vol. 9, no. 4. – P. 565–643.

448. Myster R. W. Dynamics of associations between plants in ten old fields during 31 years of succession / R. W. Myster, S. T. A. Picket // *J. Ecol.* – 1992. – Vol. 80, no. 2. – P. 291–302.
449. Onyshchenko V. A. Forests of order Fagetalia sylvaticae in Ukraine / V. A. Onyshchenko. – Kyiv : Alterpress, 2009. – 212 p.
450. Osterman O. P. The need for management of nature conservation sites designated under «Nature 2000» / O. P. Osterman // *J. Appl. Ecol.* – 1998. – Vol. 35, no. 6. – P. 968–973.
451. Perez-Hargnideguy N. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide / N. Perez-Hargnideguy, S. Diaz, E. Yamier et. al. // *Austral. J. Botany.* – 2013. – Vol. 61. – P. 167-234.
452. Perry D. A. Forest ecosystems / D. A. Perry, R. Oren, S. C. Hart // JHK Press, 2008. – 614 p.
453. Persival M. S. Floral biology / M. S. Persival. – Oxford : Pergamon Press, 1965. – 243 p.
454. Peters R. L. The greenhouse effect and nature reserves / R. L. Peters, J. D. S. Darling // *Bio-Science.* – 1985. – Vol. 35 – P. 707.
455. Peters R. L. Effect of global warming on forests / R. L. Peters // *Forest ecology and manag.* – 1990. – Vol. 35, no. 1–2. – P. 13–33.
456. Phenology and growth of three temperate forest life form in response to artificial soil warming / E. J. Farnsworth, J. Nunez-Farfan, S. A. Careaga, F. A. Bazzaz // *J. Ecol.* – 1995. – Vol. 83. – P. 967–977.
457. Pigott C. D. The distribution of some woodland herbs in relation to the supply of nitrogen and phosphorus / C. D. Pigott, K. Taylor // *British Ecol. Soc. Jubilee.* – L., 1964. – P. 175–185.
458. Radford P. J. Growth analysis formulae – their use and abuse / P. J. Radford // *Crop.Sci.* – 1967. – Vol. 7, no. 3. – P. 171–175.
459. Ritchie J. C. *Vaccinium vitis-idaea* L. / J. C. Ritchie // *J. Ecology.* – 1955. – Vol. 43, no. 2. – P. 701–708.

460. Ritchie J. C. *Vaccinium myrtillus* L. / J. C. Ritchie // J. Ecology. – 1956. – Vol. 44, no. 1. – P. 105–109.
461. Salisbury E. J. Biological equipment plant species in relation to competition / E. J. Salisbury // J. Ecol. – 1929. – Vol. 12, no. № 2. – P. 197–222.
462. Scharfetter R. Biografien von Pflanzensippen / R. Scharfetter. – Wien, 1953. – 203 p.
463. Schmitt C. B. Global ecological forest classification and forest protected area gap analysis – analyses and recommendations in view of the 10% target for forest protection under the Convention on Biological Diversity (CBD). Freiburg, Germany, Freiburg University Press / C. B. Schmitt, A. Belokurov, C. Besançon et al. – 2008. – 34 p.
464. Selas V. Seed production of masting dwort shrub, *Vaccinium myrtillus* in relation to previons reproduction and weather / V. Selas // Can. j. Bot. – 2000. – Vol. 78, no. 4. – P. 423–429.
465. Sexual reproducetion, clonal diversity and genetic differentiation in patchily distributed populations of the temperate forest herb Paris quadrifolia (Trilliaceae) / H. Jacquemyn, R. Brys, O. Honnay et al. // Oecologia. – 2006. – Vol. 147. – P. 434–444.
466. Skliar V. G. Manifestation of morphological variability and plasticity of *Pinus sylvestris* L. at different stages of natural forest regrowth / V. G. Skliar // Intrnat. Confer. on European Sci. and Technology. – Germany : Munich, 2013. – S. 78–81.
467. Small J. pH and plants / J. Small. – L., 1946. – 196 p.
468. Smeloff E. Global warming / E. Smeloff // Environ. Policy and Law, 1998. – Vol. 28, no. 2. – P. 3–68.
469. Steinhübel G. K sezónnej dynamike hospodárenia asimilátmi u kopytnika európs-keho (*Asarum europaeum*) / G. Steinhübel // Biologia (ČSSR). – 1972. – Vol. 27, no. 7. – C. 509–517.

470. Taki H. Landscape effects of forest loss in a pollination system / H. Taki, P. G. Kevan, J. S. Ascher // *Landscape Ecol.* – 2007. – Vol. 22. – P. 1575–1587.

471. Tilman D. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. – D. Tilman. – New Jersey : Princeton Univ. Press. – 1988. – 360 p.

472. Tukey H. B. The leaching of substances from plants / H. B. Tukey // *Ann. Rev. Plant Physiol.* – 1970. – Vol. 21. – P. 305–324.

473. Usher M. B. Modeling ecological succession with particular reference to Markovian models / M. B. Usher // *Vegetatio*. – 1981. – № 46–47. – P. 11–18.

474. Verheyen K. Recruitment and growth of herb-layer species with different colonizing capacities in ancient and recent forests / K. Verheyen, M. Hermy // *J. Veget. Sci.* – 2004. – Vol. 15. – P. 125–134.

475. Waring R. H. Forest ecosystems concepts and management / R. H. Waring, W. H. Schelesinger // New York : Academic Press Ins. – 1985. – 340 p.

476. Watkinson A. R. Some life-history consequences of modular construction in plants / A. R. Watkinson, J. White // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences.* – 1986. – T.313. – №1159. – C. 31–51.

477. Weis G. Experimentelle Untersuchungen zur Kenntnis des Verhältnisses von *Molinia caerulea* in Reinkultur und in Vergesellschaftung / G. Weis // *Biol. Zentrbl.* – 1960. – Bd. 79. – № 3. – P. 30–41.

478. Welch D. Studies on the paradox of seedling rarity in *Vaccinium myrtillus* L. in NE Scotland / D. Welch, D. Scott, S. Dogle // *Bot. j. Scott.* – 2000. – Vol. 52, no. 1. – P. 17–30.

479. Whigham D. E. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forest / D. E. Whigham // *Ann. Rev. of Ecol., Evol. a. Syst.* – 2004. – Vol. 35. – P. 583–621.

480. Whitmore T. C. On pattern and process in forests / T. C. Whitmore // In The plant community as a working mechanism. Ed. E. I. Newman. Oxford: Blackwell Sci., 1982. – P. 45–60.

481. Willson M. F. The ecology of seed dispersal / M. F. Willson, A. Trveset // The ecology of regeneration in plant community / ed. M. Fenner // CAB Internat. – 2000. – P. 85–100.

482. Wilson J. B. What constitutes evidence of community structure? A replay to van der Maarel, Noes & Palmer / J. B. Wilson, R. K. Peet, M. T. Sykes // J. Veg. Sci. – 1994. – Vol. 6. – P. 753–758.

483. Wilson J. B. Time and space in the community structure of species-rich limestone grassland / J. B. Wilson, M. T. Sykes, R. K. Peet // J. Veg. Sci. – 1995. – Vol. 6. – P. 729–740.

484. Yilliam F. S. (ed.) The herbaceous layer in forest of eastern North America. – Oxford : Univ. Press, 2014. – 658 p.

485. Zeipel H. The spatial and temporal dynamics of plant-animal interaction in the forest herb *Actaea spicata* / H. Zeipel. – Stockholm Univ. – 2007. – 34 p.

ДОДАТКИ

Додаток А.1

Додаток А. 2

Додаток А. 3

Додаток А. 4

Додаток А. 5

Додаток А. 6

Додаток А. 7

Додаток Б
Бланк опису лісового фітоценозу

Опис № _____
 Дата _____
 Формація _____
 Назва асоціації _____
 Розмір пробної ділянки _____
 Географічне положення (область, район, населений пункт, прив'язка) _____
 Геоморфологічні особливості, рельєф, експозиція схилу _____
 Мікрорельєф _____
 Лісова підстилка (потужність, склад) _____
 Грунт (тип, механічний склад, ступінь зволоження) _____
 Зімкнутість деревостану _____

Флористичний склад

Ярус А - деревостан

Склад деревостану за формулою _____

№	Назви видів деревних порід	Середня висота (м)	Середній діаметр стовбура (см)	Кількість стовбурів на ділянці 100 м ²	Примітка

Ярус В – підлісок

№	Назви рослин	Переважаюча висота (м)	Кількість екземплярів на ділянці 100 м ²	Примітка

Ярус С - трав'яно-чагарничковий

Аспект _____

Загальне проективне покриття, у відсотках _____

№	Назви рослин	Висота (м)	Проективне покриття	Фенофаза	Життєвість	Примітка

Ярус Д – мохи та лишайники

Проективне покриття _____

Характер розподілення _____

Види _____

Відновлення деревостану – підріст

№	Порода	Діапазон висоти	Чисельність	Походження	Примітка

Види рослин, зареєстровані за межами пробної ділянки _____

Позаярусні рослини (ліани, епіфіти) _____

Оточення _____

Сліди впливу людини і тварин _____

Опис виконав _____ (підпис)

Додаток В

Статистичні метричні морфологічні параметри

Найменування	Умовне позначення	Розмірність
Надземна фітомаса	W	г
Фітомаса листків	W_L	г
Фітомаса стебел	W_S	г
Фітомаса квіток	W_F	г
Середня фітомаса одного листка	W_1	г
Число пагонів	N_S	шт.
Число листків	N_L	шт.
Середнє число листків на один пагін	N	шт.
Загальна листкова поверхня	A	см ²
Середня поверхня одного листка	a	см ²
Середня висота пагонів куща	h	см

Статистичні алометричні морфологічні параметри

Найменування	Умовне позначення	Розмірність
Площа листків на одиницю фітомаси	LAR	см ² /г
Площа листків на одиницю фітомаси листків	SLA	см ² /г
Фотосинтетичне зусилля	LWR	г/г
Відносний приріст по висоті	HWR	см/г
Репродуктивне зусилля	RE	г/г чи г/см ²

Динамічні метричні морфологічні параметри

Найменування	Умовне позначення	Розмірність
Абсолютна швидкість росту	AGR	г/день
Абсолютна швидкість формування листкової поверхні	AGRA	см ² /день
Відносна швидкість росту	RGR	г/г/день
Відносна швидкість формування листкової поверхні	RGRA	см ² /см ² /день
Тривалість існування фітомаси	BMD	г/день

Динамічні алометричні морфологічні параметри

Найменування	Умовне позначення	Розмірність
Нетто-асиміляція	NAR	г/см ² /день
Продуктивність формування листкової поверхні	LARI	см ² /г/день

Додаток Г

Статистичні показники для параметрів росту і формоутворення модельних видів рослин *Aegopodium podagraria*

Дата	Сума квадратів, SS	Ступені свободи, df	Середній квадрат, MS	Критерій Фішера, F	Статистичн адостовірність, р
Висота парціального куща, см					
2.VII	118,03	2	59,02	5,051	0,02561
1.IX	1347,10	2	673,55	106,350	0,00000
Площа листка, см ²					
2.VII	90,53	2	45,27	19,3	0,00019
1.IX	1049,20	2	524,60	253,84	0,00000
Надземна фітомаса, г					
2.VII	1,6213	2	0,8107	4,686	0,03341
1.IX	40,2573	2	28,1287	3,791	0,05096
Фітомаса листка, г					
2.VII	0,44933	2	0,22467	7,326	0,00833
1.IX	1,18400	2	0,48600	4,9257	0,02743

Статистичні показники для параметрів росту і формоутворення модельних видів рослин *Asarum europaeum*

Дата	Ступені свободи, df	Середній квадрат, MS	Критерій Фішера, F	Статистичн адостовірність, р
Висота парціального куща, см				
4.VII	2	4,472	536,76	0,00000
6.IX	2	4,908	803,03	0,00000
Площа листка, см ²				
3.VI	2	5,3425	88,27	0,00001
2.VII	2	0,1425	17,10	0,0086
Надземна фітомаса, г				
3.VIII	2	448,58	97,28	0,00001
4.IX	2	230,33	37,69	0,0042
Фітомаса листка, г				
3.VII	2	0,9858	44,92	0,0021
4.IX	2	0,1408	12,07	0,0028

Статистичні показники для параметрів росту і формоутворення модельних видів рослин *Stellaria holostea*

Дата	Сума квадратів, SS	Ступені свободи, df	Середній квадрат, MS	Критерій Фішера, F	Статистична достовірність, p
Висота парціального куща, см					
2.VIII	1132,50	2	566,253	0,8223	0,04627
2.IX	107,42	2	53,833	6,1862	0,01424
Площа листка, см ²					
2.VIII	83,617	2	41,809	315,15	0,00000
2.IX	170,857	2	85,429	12,569	0,01479
Надземна фітомаса, г					
2.VIII	0,2323	2	0,1161	35,750	0,00090
2.IX	1,6924	2	0,8462	11,776	0,01479
Фітомаса листка, г					
2.VIII	0,1801	2	0,09006	7,0988	0,00923
2.IX	0,4609	2	0,23048	15,291	0,00501
Кількість листків, шт					
2.VIII	0,633	2	0,317	15,8	0,00431
2.IX	3,761	2	1,881	0,1094	0,00897

Статистичні показники для параметрів росту і формоутворення модельних видів рослин *Carex pilosa*

Дата	Сума квадратів, SS	Ступені свободи, df	Середній квадрат, MS	Критерій Фішера, F	Статистична достовірність, p
Висота парціального куща, см					
3.VII	208,93	2	104,47	1,8544	0,19870
4.IX	48,53	2	24,27	9,970	0,00281
Площа листка, см ²					
2.VI	27139,4	2	13569,8	165,485	0,00000
1.VII	82703,3	2	41351,7	73,296	0,04077
Надземна фітомаса, г					
3.VIII	11,0893	2	5,5456	16,8873	0,03257
4.IX	4,9053	2	2,4527	8,8544	0,00434
Фітомаса листка, г					
1.VII	13,3041	2	6,6520	5,9675	0,01588
4.IX	1,9840	2	0,9920	7,7500	0,00690

Статистичні показники для параметрів росту і формоутворення модельних видів рослин *Vaccinium vitis-idaea*

Дата	Сума квадратів, SS	Ступені свободи, df	Середній квадрат, MS	Критерій Фішера, F	Статистична достовірність, p
Висота парціального куща, см					
9.VIII	678,438	3	226,146	25,517	0,02000
8.IX	698,050	3	232,683	50,999	0,00000
Площа листка, см ²					
9.VIII	14670,95	3	4890,32	150,471	0,00000
8.IX	15341,35	3	5113,78	281,751	0,00462
Надземна фітомаса, г					
9.VIII	10,4190	3	3,47301	43,6075	0,00811
8.IX	10,2655	3	3,42183	5,12634	0,01126
Кількість листків, шт					
9.VIII	1754,20	3	584,73	46,0339	0,00057
8.IX	1948,74	3	649,58	126,132	0,00000

Статистичні показники для параметрів росту і формоутворення модельних видів рослин *Vaccinium myrtillus*

Дата	Сума квадратів, SS	Ступені свободи, df	Середній квадрат, MS	Критерій Фішера, F	Статистична достовірність, p
Висота парціального куща, см					
8.VIII	1190,40	4	297,60	26,097	0,00000
8.IX	506,84	4	126,71	19,861	0,00019
Площа листка, см ²					
8.VIII	36897,8	4	9224,4	127,621	0,00000
8.IX	28836,4	4	7209,1	89,023	0,00017
Надземна фітомаса, г					
8.VIII	480,810	4	120,203	12,9923	0,02309
8.IX	435,166	4	108,792	93,4194	0,00000
Кількість листків, шт					
8.VIII	73036,2	4	18259,0	135,453	0,00000
8.IX	54645,4	4	13661,4	423,74	0,00371

Статистичні показники для параметрів росту і формоутворення модельних
видів рослин *Calluna vulgaris*

Дата	Сума квадратів, SS	Ступені свободи, df	Середній квадрат, MS	Критерій Фішера, F	Статистичн адостовірність, p
Висота рослин, см					
28.VII	1034,80	2	517,40	94,646	0,00000
30.VIII	1030,23	2	515,12	37,463	0,00070
Надземна фітомаса, г					
28.VII	40,4333	2	20,2167	32,5201	0,01405
30.VIII	23,4120	2	11,7060	65,3966	0,00000

Додаток Д

Індивідуальні екологічні амплітуди видів лісових трав (від мінімуму до максимуму)

Вид	HdI	HdA	fHI	fHA	AeI	AeA	RcI	RcA	CaI	CaA	NtI	NtA	TmI	TmA	OmI	OmA	LcI	LcA
<i>Aegopodium podagraria</i>	9	17	2	7	5	10	5	11	4	7	6	10	5	12	12	17	2	5
<i>Anemone nemorosa</i>	8	17	2	7	5	11	5	17	3	7	3	11	5	11	11	20	3	8
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	8	17	3	7	5	9	5	11	6	9	4	9	6	14	9	16	3	5
<i>Campanula trachelium</i>	8	15	3	6	6	9	7	11	4	8	5	10	4	13	10	15	3	7
<i>Carex pilosa</i>	8	15	3	6	5	8	5	9	6	9	3	9	7	10	12	14	3	5
<i>Convallaria majalis</i>	8	16	4	7	4	7	5	12	4	10	3	7	5	12	10	14	2	7
<i>Filipendula ulmaria</i>	5	13	3	6	5	8	7	11	6	10	4	10	6	13	9	15	6	9
<i>Hepatica nobilis</i>	8	16	3	7	5	10	7	11	3	8	3	7	6	10	11	14	2	6
<i>Lathyrus vernus</i>	8	15	4	6	5	8	7	11	6	10	3	9	4	13	11	15	2	6
<i>Melica nutans</i>	8	15	3	6	4	7	5	11	4	6	2	7	4	12	11	16	2	6
<i>Polygonatum odoratum</i>	5	14	5	9	6	9	4	9	3	9	3	8	5	12	7	18	1	6
<i>Ranunculus repens</i>	13	19	8	11	7	11	7	11	4	7	3	11	3	14	10	18	5	9
<i>Salvia glutinosa</i>	9	15	4	6	5	8	5	11	8	11	6	10	7	13	4	12	3	7
<i>Stellaria holostea</i>	8	16	2	7	5	10	5	9	4	8	5	9	5	12	12	16	3	6
<i>Urtica dioica</i>	8	19	4	9	8	12	6	11	3	9	7	11	3	13	9	20	4	9

Позначення осей: Hd – водний режим ґрунту; fH – змінність водного режиму ґрунту; Ae – аерація ґрунту; Rc – рН ґрунту; Ca – вміст карбонатів у ґрунті; Nt – вміст азоту в ґрунті; Tm – терморегим; Om – гумидність клімату; Lc – освітленість

Додаток Е.1

Етапи онтогенезу *Actaea spicata*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.2

Етапи онтогенезу *Aegopodium podagraria*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е. 3

Етапи онтогенезу *Ajuga reptans*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.4

Етапи онтогенезу *A. europaeum*: р – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

р

g₂

g₃

s

g₁

j

im

v

Додаток Е.5

Етапи онтогенезу *Betonica officinalis*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – вірґінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.6.

Етапи онтогенезу *Calamagrostis arundinacea*: р – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – вірґінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; ss – субсенільна; s – сенільна рослина

р

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.7

Етапи онтогенезу *Calamagrostis epigeios*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – вірґінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; ss – субсенільна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.8

Етапи онтогенезу *Calluna vulgaris*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

ss

s

Додаток Е.9

Етапи онтогенезу *Carex pilosa*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.10

Етапи онтогенезу *Convallaria majalis*: р – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

р

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.11

Етапи онтогенезу *Equisetum sylvaticum*: р – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; ss – субсенільна; s – сенільна рослина

р

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.12

Етапи онтогенезу *Fragaria vesca*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.13

Етапи онтогенезу *Galeobdolon luteum*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; ss – субсенільна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.14

Етапи онтогенезу *Geranium sylvaticum*: р – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

р

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.15

Етапи онтогенезу *Glechoma hederacea*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.16

Етапи онтогенезу *Lathyrus vernus* (= *Orobus vernus*): р – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна;
g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

р

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.17

Етапи онтогенезу *Maianthemum bifolium*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.18

Етапи онтогенезу *Melica nutans*: р – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; ss – субсенільна; s – сенільна рослина

р

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.19

Етапи онтогенезу *Mercurialis perennis*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.20

Етапи онтогенезу *Orthilia secunda* (= *Pyrola secunda*): p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна;
g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.21

Етапи онтогенезу *Oxalis acetosella*: р – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; ss – субсенільна; s – сенільна рослина

р

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.22

Етапи онтогенезу *Paris quadrifolia*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; ss – субсенільна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.23

Етапи онтогенезу *Polygonatum multiflorum* р – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; ss – субсенільна; s – сенільна рослина

р

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.24

Етапи онтогенезу *Pulmonaria obscura*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.25

Етапи онтогенезу *Rubus saxatilis*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.26

Етапи онтогенезу *Solidago virgaurea* (= *S. vulgaris*): p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна;
g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.27

Етапи онтогенезу *Stachys sylvatica*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.28

Етапи онтогенезу *Stelaria holostea*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослин

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.29

Етапи онтогенезу *Trientalis europaea*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – вірґінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.30

Етапи онтогенезу *Urtica dioica*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; ss – субсенільна; s – сенільна рослина

p

j

im

v

g₁

g₂

g₃

s

Додаток Е.31

Етапи онтогенезу *Vaccinium vitis-idaea*: р – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; ss – субсенільна; s – сенільна рослина

р

j

im

v

g₁

g₂

g₃

ss

s

Додаток Е.32

Етапи онтогенезу *Vaccinium myrtillus*: р – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; ss – субсенільна; s – сенільна рослина

р

j

im

v

g₁

g₂

g₃

ss

s

Додаток Ж

Рівняння лінійної регресії для прогнозування стану популяцій модельних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу

<i>Asarum europaeum</i>
$Q = -0,24 - 0,03 \text{ CLOSE} + 0,0004 \text{ AGE}$
$I_{\text{aet}} = 2,71 + 0,55 \text{ CLOSE} - 0,027 \text{ AGE}$
<i>Aegopodium podagraria</i>
$Q = 0,39 + 0,009 \text{ CLOSE} - 0,0002 \text{ AGE}$
$I_{\text{aet}} = 0,92 + 0,006 \text{ CLOSE} - 0,0001 \text{ AGE}$
<i>Stellaria holostea</i>
$Q = 0,25 - 0,012 \text{ CLOSE} - 0,0003 \text{ AGE}$
$I_{\text{aet}} = 7,21 - 0,001 \text{ CLOSE} - 0,0001 \text{ AGE}$
<i>Carex pilosa</i>
$Q = 0,16 + 0,015 \text{ CLOSE} - 0,0002 \text{ AGE}$
$I_{\text{aet}} = 5,01 - 0,019 \text{ CLOSE} - 0,0011 \text{ AGE}$
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>
$Q = 0,27 + 0,005 \text{ CLOSE} - 0,0002 \text{ AGE}$
$I_{\text{aet}} = 7,03 - 0,025 \text{ CLOSE} - 0,0003 \text{ AGE}$
<i>Vaccinium myrtillus</i>
$Q = 0,42 + 0,041 \text{ CLOSE} - 0,0012 \text{ AGE}$
$I_{\text{aet}} = 2,35 - 0,028 \text{ CLOSE} - 0,0011 \text{ AGE}$
<i>Calluna vulgaris</i>
$Q = 0,18 - 0,021 \text{ CLOSE} - 0,0002 \text{ AGE}$
$I_{\text{aet}} = 9,89 - 0,035 \text{ CLOSE} - 0,0001 \text{ AGE}$

Додаток 3

Прогноз стану популяцій модельних видів рослин

трав'яно-чагарничкового ярусу

Субформації / групи асоціацій і прогнозовані параметри		Вихідні значення	+10 років	+20 років	+30 років
1		2	3	4	5
<i>Asarum europaeum</i>					
Querceta roboris	Q	0,35	0,50	0,50	0,50
	I _{aet}	0,19	0	0	0
Pineta sylvestris	Q	0,29	0,46	0,50	0,50
	I _{aet}	0,14	0	0	0
Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)	Q	0,21	0,38	0,50	0,50
	I _{aet}	2,35	0	0	0
<i>Aegopodium podagraria</i>					
Querceta roboris	Q	0,20	0,29	0,38	0,48
	I _{aet}	0,98	0,66	0,34	0,02
Pineta sylvestris	Q	0,41	0,50	0,50	0,50
	I _{aet}	0,30	0	0	0
Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)	Q	0,09	0,19	0,28	0,37
	I _{aet}	0,30	0	0	0
<i>Stellaria holostea</i>					
Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)	Q	0,24	д	д	д
	I _{aet}	0,73	0	0	0
Betuleta pendulae	Q	0,16	д	д	д
	I _{aet}	3,56	2,78	1,90	1,01
Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris)	Q	0,23	д	д	д
	I _{aet}	0,32	0	0	0
<i>Carex pilosa</i>					
Betuleta pendulae	Q	0,16	0,28	0,40	0,50
	I _{aet}	2,16	0	0	0
Querceta roboris	Q	0,25	0,36	0,48	0,50
	I _{aet}	1,08	0	0	0
Tilieto (cordatae) – Querceta (roboris)	Q	0,24	0,35	0,47	0,50
	I _{aet}	1,13	0	0	0

1	2	3	4	5	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>					
<i>Pineta (sylvestris)</i> <i>molinosia (caeruleae)</i>	Q I _{aet}	0,29 0,81	0,35 0	0,41 0	0,47 0
<i>Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris)</i> <i>vacciniosa (myrtilli)</i>	Q I _{aet}	0,21 0,20	0,27 0	0,33 0	0,39 0
<i>Pineta (sylvestris)</i> <i>hylocomiosa</i>	Q I _{aet}	0,17 2,37	0,23 0,470	0,28 0	0,34 0
<i>Vaccinium myrtillus</i>					
<i>Pineta (sylvestris)</i> <i>hylocomiosa</i>	Q I _{aet}	0 1,44	0,50 0,60	0,50 0	0,50 0
<i>Pineta (sylvestris)</i> <i>vacciniosa (myrtilli)</i>	Q I _{aet}	0,50 0,52	0,50 0	0,50 0	0,50 0
<i>Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris)</i> <i>vacciniosa (myrtilli)</i>	Q I _{aet}	0,17 0,53	0,50 0	0,50 0	0,50 0
<i>Calluna vulgaris</i>					
<i>Betuleto (penduli) – Pineta (sylvestris)</i>	Q I _{aet}	0,17 1,60	д 0	д 0	д 0
<i>Pineta sylvestris</i>	Q I _{aet}	0,09 0,10	д 0	д 0	д 0
<i>Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris)</i>	Q I _{aet}	0,50 1,71	д 0	д 0	д 0

Примітка: д – депресивний стан популяції.