

І.М. Коваленко

ЕКОЛОГІЯ РОСЛИН НИЖНІХ ЯРУСІВ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ

Монографія



Суми
Університетська книга
2015

УДК 581.5(477.52/.54)
ББК 28.081+43.4
К 56

Рекомендовано до друку вченою радою Сумського національного аграрного університету. Протокол № 8 від 24.04.2015.

Рецензенти:

Андрієнко-Малюк Т.Л. — д.б.н., професор, провідний науковий співробітник відділу систематики і флористики судинних рослин Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАНУ;

Дідух Я.П. — д.б.н., професор, член кореспондент НАНУ, завідувач відділу геоботаніки та екології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАНУ;

Лихолат Ю.В. — д.б.н., професор, завідувач кафедри фізіології та інтродукції рослин ДНУ ім. О. Гончара

Коваленко І. М.

К 56 Екологія рослин нижніх ярусів лісових екосистем : монографія /
І. М. Коваленко. — Суми : Університетська книга, 2015. — 360 с.
ISBN 978-966-680-756-7

Монографія присвячена вивченню екології, біології і структури популяції великої групи видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем Північно-Східної України. Отримано нові дані про особливості морфогенезу цих рослин на фоні різних еколого-ценотичних умов, зокрема, динаміку наростання фітомаси, листкової поверхні і числа метамерів в особин. Запропоновано оригінальний статистично-графічний метод, який дозволяє оцінювати віковість кожного клону та здійснювати його територіальне зонування.

Подано онтогенетичні й віталітетні спектри видів рослин нижніх ярусів лісових екосистем та оцінку стійкості й динаміки їх популяцій.

Апробовано метод діагностики стану популяцій, придатний для моніторингу їх динаміки в умовах заповідності та зроблено прогноз стану й розвитку видів рослин живого надґрунтового покриву в лісових екосистемах регіону на найближчі 30 років.

УДК 581.5(477.52/.54)
ББК 28.081+43.4

Наукове видання

Коваленко Ігор Миколайович

Екологія рослин нижніх ярусів лісових екосистем

Монографія

Дизайн обкладинки В.Б. Гайдабрус. Макет І.М. Коваленко

Підписано до друку 09.06.2015. Формат 60х84 1/16. Папір офсетний. Друк цифровий.

Ум. друк. арк. 21,1. Обл.-вид. арк. 22,3. Тираж 350 прим. Замовлення № Д15-07/12

Відділ реалізації. Тел./факс: (0542) 65-75-85. E-mail: info@book.sumy.ua

ТОВ «ВТД «Університетська книга». 40009, м. Суми, вул. Комсомольська, 27

E-mail: publish@book.sumy.ua; www.book.sumy.ua

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 489 від 18.06.2001

Віддруковано на обладнанні ВТД «Університетська книга».

вул. Комсомольська, 27, м. Суми, 40009, Україна

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 489 від 18.06.2001

ISBN 978-966-680-756-7

© Коваленко І. М., 2015

© ТОВ «ВТД «Університетська книга», 2015

ЗМІСТ

Вступ	6
Розділ 1. Лісові екосистеми – стабілізуючий компонент біосфери	9
1.1. Біорізноманітність як основна умова збереження біосфери і природного середовища	9
1.2. Категорії біорізноманітності та її оцінка	11
1.3. Екосистеми та їх різноманітність	14
1.4. Лісові екосистеми – каркас природного середовища	17
1.5. Популяційний рівень біорізноманітності	22
Розділ 2. Структурно-функціональна організація лісових екосистем	26
2.1. Основні лісоутворювальні деревні породи лісових екосистем північного сходу України	26
2.2. Екологічне середовище під покривом лісу	35
2.3. Архітектоніка лісових екосистем	41
2.4. Функціональні зв'язки в лісових екосистемах. Харчові ланцюги і потоки енергії	44
2.5. Особливості лісів північного сходу України. Динаміка лісових угруповань	48
2.6. Лісові трави і процес природного відновлення деревних порід	55
Розділ 3. Лісові трави і чагарнички як чинник стійкості лісових екосистем	58
3.1. Видова і біоморфологічна різноманітність рослин нижніх ярусів лісових фітоценозів	58
3.2. Основні біологічні і еколого-фітоценотичні особливості лісових трав і чагарничків	60
3.3. Життєві форми	75
3.4. Еколого-фітоценотичні стратегії	79
3.5. Функціональні типи рослин трав'яно-чагарничкового ярусу	80
3.6. Фітоценотична обумовленість сезонних ритмів розвитку в лісових трав	85
3.7. Фітоценотичні зв'язки лісових трав	95
Розділ 4. Адаптаційна роль різних форм репродукції в рослин лісу	101
4.1. Загальні закономірності репродукції рослин у лісових екосистемах	101

4.2. Репродуктивний процес у лісоутворювальних деревних порід північного сходу України	107
4.3. Особливості репродукції трав і чагарничків у лісових фітоценозах	111
4.4. Значення вегетативного розмноження в рослин у лісах	115
4.5. Клони і клоноутворення	117
4.6. Репродуктивний цикл	160
Розділ 5. Ріст і формоутворення у вегетативно-рухомих рослин	163
5.1. Загальні особливості морфологічної структури	163
5.2. Морфогенез групи модельних видів лісових екосистем	169
5.3. Ріст і формоутворення в лісових трав	178
5.4. Темпи розвитку	200
5.5. Загальні закономірності росту та формоутворення лісових трав і чагарничків	202
Розділ 6. Екологічна різноманітність вегетативно-рухомих рослин	206
6.1. Основні еколого-фітоценотичні особливості вегетативно-рухомих рослин	206
6.2. Екологічні ареали лісових трав у фітоценозах класу QUERCO-FAGETEA Br.-Bl. et Vlieg	206
6.3. Потенційні екологічні оптимуми і реалізовані екологічні ніші в різних типах лісових екосистем на північному сході України	222
Розділ 7. Структура популяцій вегетативно-рухомих рослин у лісових екосистемах	231
7.1. Періодизація онтогенезу	231
7.2. Онтогенетична структура популяцій	248
7.2.1. Загальні підходи до вивчення онтогенетичних спектрів популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу	248
7.2.2. Особливості онтогенетичної структури популяцій рослин	250
7.2.3. Загальні закономірності вікової структури популяцій клоноутворювальних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових екосистемах	270
7.3. Віталітетна структура популяцій	273
7.3.1. Загальні підходи до віталітетного аналізу	273
7.3.2. Особливості віталітетної структури популяцій видів рослин	275
7.3.3. Загальні закономірності віталітетної структури популяцій клоноутворювальних рослин лісових екосистем	287

7.4. Морфологічна цілісність особин у популяціях рослин трав'яно-чагарничкового ярусу	289
7.5. Трансформація віталітетної структури популяцій лісових трав і чагарничків при зміні еколого-фітоценотичних умов	293
Розділ 8. Лісові трави і чагарнички як компоненти лісових екосистем	296
8.1. Популяційна щільність як чинник стійкості видів рослин	296
8.2. Міжвидові відносини в трав'яно-чагарничковому ярусі	297
8.3. Лісові трави: фітопопуляційний моніторинг	306
8.4. Прогнозування розвитку популяцій	316
Висновки	330
Список літератури	332

ВСТУП

Ліси є національним багатством будь-якої держави світу. За даними Продовольчої і сільськогосподарської організації ООН, площа вкритих лісом земель в усьому світі становить 3454 млн га, з яких 97% – це природні і напівприродні ліси. Загальна лісопокрита площа на земній кулі дорівнює близько 1,2 млрд га. В Україні загальна площа лісового фонду сягає більше ніж 10 млн га, з них лісопокритої площі – 8,6 млн га. Лісистість в Україні дорівнює 14,3% (Фурдичко, 2003). Більшість лісів зосереджено в Карпатському регіоні і на північному сході України.

Лісові екосистеми багатofункціональні. Вони справляють різнобічний вплив на природне середовище і на людське суспільство. Передусім, добре відома беззаперечна стабілізувальна й пом'якшувальна дія лісів на клімат планети і на погоду. Основу лісових екосистем становлять зелені рослини. Вони формують як верхній деревний ярус лісу, так і нижні. Тому завдяки фотосинтезу внесок лісових екосистем у біопродукційний процес вищий, ніж будь-яких інших. Ліси – це важливі продуценти кисню, вони найбільше впливають на газовий склад атмосфери. Висока біопродукція лісових фітоценозів забезпечує життя значної кількості тварин. Лісові екосистеми планети є центрами біорізноманітності.

Внесок лісових екосистем досить вагомий і до кругообігу води в природі та розподілу опадів. Ліси виконують роль "депо" водних ресурсів, переводячи поверхневий стік талої води і дощових опадів у ґрунтовий стік. У зимовий час маси снігу, що довго не тануть під покривом лісу, затримують воду і тим самим послаблюють інтенсивність нерідко руйнівних весняних паводків. Лісові екосистеми знижують негативну дію посух і суховіїв, зменшують швидкість вітру, захищають ґрунти від водної і вітрової ерозії.

Різноманітним і різнобічним є значення лісових екосистем для господарської діяльності людини. Ліси – постачальники деревини, вони використовуються як паливо, матеріал для будівництва тощо, деревина також є важливою сировиною, зокрема для виробництва паперу. У лісах ведеться заготівля ягід, лікарських рослин, тривалий час в історії людства ліси були місцем полювання та важливим ресурсом для отримання їжі. Ліс має величезне санітарно-гігієнічне і цілюще значення. У повітрі природних лісів міститься більше ніж 300 найменувань різних хімічних сполук, у тому числі фітонциди, які вбивають хвороботворні бактерії. Тому ліси сприяють загальному оздоровленню людини, нерідко є місцем відпочинку, лісові екосистеми виділяють як особливу рекреаційну функцію.

У цілому лісові екосистеми – це важлива частина загальної біосфери земної кулі. За своєю функціональною значущістю вони посідають одне з провідних місць.

Лісові екосистеми відрізняються виявленою вертикальною стратифікацією рослин, які входять до їх складу. У типовому випадку в лісах виділяють такі яруси: деревний ярус, що складається, як правило, з дерев першої величини і іноді поділяється на два підяруси, ярус підліску, що включає великі кущі, високі чагарники, трав'яно-чагарничковий ярус, що називається іноді живим надґрунтовим покривом лісу, утворений травами і дрібними чагарничками, мохово-лишайниковий ярус. Кожен з ярусів виконує в житті лісової екосистеми важливі й унікальні функції.

У лісах з найбільш різноманітним ярусним розподілом листя – більше птахів, комах й інших груп тварин, менш виявлене домінування окремих видів, тобто вища загальна біорізноманітність (Курдюков, 2001).

Трав'яно-чагарничковий ярус у лісових екосистемах є їх важливою структурною і функціональною частиною. У лісах помірної зони висока видова різноманітність трав і широке варіювання їх життєвих форм та екологічних властивостей є одним з надзвичайних природних феноменів. Хоча в цьому ярусі зосереджено лише дещо більше 1% біомаси екосистеми лісу, з ним пов'язано 90% видової біорізноманітності лісових екосистем. Концентрація азоту і фосфору в листі лісових трав на 30% вища, ніж у листі дерев, концентрація магнію – у 2 рази, калію – у 3 рази. Більше 20% біомаси і значний запас поживних речовин знаходиться в ярусі лісової підстилки, яка найорганічніше пов'язана з ярусом лісових трав.

Трав'яно-чагарничковий ярус становить собою арену напружених конкурентних стосунків. Він фактично визначає успіх або неуспіх перших фаз репродукції лісотворних деревних порід, оскільки фаза проростків і дрібного підросту в дерев структурно повністю входить до складу живого надґрунтового покриву лісових екосистем. У зв'язку з цим ключова роль трав'яно-чагарничкового ярусу і рослин, що входять до нього, неодноразово наголошувалася фахівцями – екологами, геоботаніками і лісоводами (Морозов, 1949; Крылов, 1984; Whigham, 2004; Gilliam, 2007; Луганский, 2010 та ін.). Оптимізація популяційних процесів, які відбуваються в трав'яно-чагарничковому ярусі, є важливим інструментом підтримання екологічної цілісності й стійкості лісових екосистем.

Рослини, що входять до складу трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем, відрізняються своєрідними і часто високо специфічними біологічними особливостями. У них особливі екологічні вимоги до умов зростання. Від їх реалізації залежить стійкість трав'яно-чагарничкового ярусу, а через механізм контролю природного відновлення деревних порід – і стійкість лісової екосистеми в цілому. Живий надґрунтовий покрив лісів – важливий індикатор стану екосистеми як

біологічної цілісності і її сприйнятливості до дії різних природних і антропогенних навантажень. Цій проблемі присвячується все більше наукових досліджень (Злобин, 1961; Щербина, 2005; Беленков, 2009; Кокорина, 2009; Невидомова, 2012 та ін.).

Особливе місце в структурі трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем належить вегетативно рухливим рослинам – травам і чагарничкам. Вони переважають щодо трапляння і чисельності, є функціональними едифікаторами нижнього ярусу лісів (Полуянова, 1983).

Попри важливість всебічного монографічного дослідження екології лісових трав і чагарничків ця наукова проблема залишається поки що недостатньо вивченою. Тому аналіз екології лісових трав і чагарничків є безперечно актуальною проблемою як в науковому, так і в практичному плані.

В основу цієї роботи покладені літературні дані й особисті матеріали автора, отримані при польових обстеженнях лісових екосистем північно-східної частини України, в основному, в межах Сумської області в період з 1999 по 2012 рік. Значна частина польових досліджень була проведена на території Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський».

РОЗДІЛ 1

ЛІСОВІ ЕКОСИСТЕМИ – СТАБІЛІЗУЮЧИЙ КОМПОНЕНТ БІОСФЕРИ

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» (Convention, 1992). А.А. Протасов (2002) справедливо наголошував, що «різноманітність різноаспектна і ієрархічна».

Упродовж 1990–2010 років здійснюються активні різнопланові дослідження біорізноманітності (Збереження, ... 2003). У біорізноманітності розрізняють чотири рівні: 1 – гени; 2 – види; 3 – екосистеми і 4 – ландшафти (Hawksworth, 2007). Нині найбільше уваги у світі приділяється першому з цих рівнів, тоді як для дослідників Східної Європи більш характерним є активні наукові розвідки на другому – видовому рівні біорізноманітності.

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.

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 виду, так і в об'ємі усієї біосфери визнана фахівцями з екології і біології як один із головних показників стійкості всіх видів екосистем (Шеляг-Сосонко, 2007). Загальновизнано 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. (2005), 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 (Шеляг-Сосонко, 2010).

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 (Chapin, 1998). При цьому на 1000 видів, що вимирають, з'являється тільки один новий вид. Таким чином, сьогоденний рівень зменшення біологічної різноманітності перевищує рівень, який природа спроможна компенсувати, адаптуючись до нього.

Збереження біорізноманітності значною мірою стосувалася сфери державної діяльності, у першу чергу шляхом утворення територій, що охороняються. 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 по-різному. Труднощі, які перешкоджають збереженню біорізноманітності на планеті, пов'язані з тим, що багато видів діяльності, які 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 (Агарди, 2005).

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, яка забезпечує стабільність промислового та сільськогосподарського виробництва (Бишоп, 2010), 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. Одним із важливих документів, орієнтованих на збереження унікальної природи Полісся, є Поліська екологічна конвенція, розроблена колективом авторитетних екологів і фітосозологів України, які працюють у Поліссі (В.В. Коніщук, Т.Л. Андрієнко, О.А. Лукаш, 2012 та ін.).

1.2. Категорії біорізноманітності та її оцінка

Як зазначалося вище, зазвичай розрізняють видову різноманітність як кількість видів рослин або тварин і різноманітність екосистем, як 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 (табл. 1.1). Він розрізняв інвентаризаційну та диференціювальну різноманітність.

Т.О. Работнов (1978), 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.

Фактично за будь-якої класифікації категорій біорізноманітності в її оцінках залишається багато невизначеності. Так, говорячи про локальну біорізноманітність видів рослин, Б.О. Юрцев (1997) її базовим рівнем вважав ландшафтний. У цьому є певний резон, оскільки для деяких ландшафтів унаслідок силу геоморфологічної однорідності початково буде характерна низька біорізноманітність, а для інших, навпаки, дуже висока.

Таблиця 1.1. Форми і типи різноманітності за Р. Уїттекером (за Черновим, 1991)

Інвентаризаційна різноманітність	Диференціальна 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

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» (Арманд, 1975), 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 (2002), а також В.К. Шитиковим і Г.С. Розенбергом (2005). 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:

$$S = \frac{1}{\sum_{i=1}^s P^2},$$

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

Проаналізувавши ці індекси з позиції формальної математики, вищезгадані автори обґрунтовано зазначають, що якихось чітких методів кількісної оцінки бета- або гамма-різноманітності до цього часу не вироблено. Тому багато фахівців вважає, що представленість видів більш прийнятно вимірювати продукцією – кількістю сухої органічної речовини, виробленої на одиницю площі або об'єму в одиницю часу.

Залежно від мети дослідження обчислення здійснюють за різними підставами (Hurlbert, 1971; Бродский, 2002):

- видове багатство обчислюють як кількість видів рослин, що формує це угруповання;
- видову насиченість обчислюють як кількість видів рослин, що припадає на одиницю площі.

Основні одиниці, які використовуються при вивченні біорізноманітності на різних її рівнях, наведені в табл. 1.2.

Таблиця 1.2. Одиниці виміру біорізноманітності

Таксономічна різноманітність	Синтаксономічна різноманітність		Екосистемна різноманітність
	за домінантною системою	за еколого-флористичною системою	
Вид	Асоціація	Субасоціація	Категорії екосистем
Рід	Група асоціацій	Асоціація	залежно від
Родина	Формація	Союз	прийнятої їх
Порядок	Група формацій	Порядок	класифікації
Клас	Клас формацій	Клас	
Відділ	Тип рослинності		
Царство			

Слід наголосити, що особливу проблему становить оцінка біорізноманітності лісових екосистем, які відрізняються підвищеною структурно-функціональною будовою. Проте вона потрібна для розуміння

організації нижніх ярусів лісових угруповань, які відрізняються високою видовою різноманітністю порівняно з ярусом деревостану, що 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 рослин 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 і умов середовища.

Основні екосистеми земної кулі містять чотири основні структурно-функціональні компоненти:

1. Неживе (абіотичне) середовище – вода, мінеральні речовини, гази, ґрунт та неживі органічні речовини і гумус у ньому.

2. Продуценти – живі організми, здатні з неорганічних речовин будувати органічні речовини. Це виконують здебільшого зелені рослини, що виробляють за допомогою сонячної енергії з вуглекислого газу, води й мінеральних речовин органічні сполуки.

3. Консументи – споживачі рослинної продукції. Організми, що використовують в їжу тільки рослини-продуценти, називають консументами першого порядку. Тварин, які живляться консументами першого порядку, називають консументами другого порядку.

4. Редуценти – група організмів, які розкладають залишки відмерлих живих організмів, наприклад, рослинні залишки або трупи тварин, перетворюючи їх знову в початкову сировину (вода, мінеральні речовини і вуглекислий газ), придатну для продуцентів, які перетворюють ці складові частини знову в органічні речовини.

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 таких

класифікацій на основі сучасних підходів розглянуті в роботах Я.П. Дідуха (2005) та ін.

За Ю. Одумом, (1975) 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 такі групи екосистем (Рассашко, 2010):

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

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

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

Б.М. Міркін і Л.Г. Наумова (1998) 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 самотійно синтезують органічну речовину, використовуючи вуглекислий газ і сонячну енергію. Прикладом гетеротрофних екосистем є екосистеми глибоких 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 формується (Уиттекер, 1980):

а) екосистеми найвищої продуктивності (у межах 2000–3000 г/мг 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 (2011) 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 (Дидух, 2005; Mapping and Assessment, 2013). 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. 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.Н. Сукачова, П.С. Погребняка і Д.В. Воробйова, набули застосування багатофакторні екологічні класифікації типів лісу (Петропавловский, 1969; Онищенко, 2006). 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 місцезонашування 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. 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 (2011) 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, замінені лучними і видами-експлерентами. Відбувається елімінація великих лісових видів птахів, зменшена загальна щільність орнітофауни. У той самий час засвідчується вселення 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 мікророзниженнях 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.

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 (Романовский, 2009). У результаті лісові екосистеми можна оцінювати як своєрідний зелений щит Земної Кулі.

Ліси, займаючи майже 40% території планети, є місцем проживання двох третин усіх наземних видів. Ліси планети, займаючи близько 29,7% її поверхні, мають високий ККД фотосинтезу (близько 0,33%) і продукують більше 350 млн тонн фітомаси на рік, що становить близько 60% її загальної планетарної продукції (Уткин, 1975; Агесс, 1982; Швиденко, 2008). 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.

Раніше ліси було прийнято поділяти на три основні групи: 1) ліси першої групи – захищені; 2) ліси другої групи – захищено-експлуатаційні; 3) ліси третьої групи – експлуатаційні. В Україні відповідно до Лісового кодексу (1994) ліси поділяють на чотири групи: 1) захисні ліси; 2) рекреаційно-оздоровчі ліси; 3) ліси природоохоронного, наукового, історико-культурного призначення; 4) експлуатаційні ліси.

Флористична композиція лісів відрізняється великою складністю. За даними О.В. Смирнової та ін. (2002), у лісових екосистемах слід розрізняти такі групи видів:

- неморальні Nm, властиві широколистяним лісам;
- бореальні Bg, характерні для хвойних тайгових лісів;
- чорновільхові, що відрізняються підвищеною вимогливістю до вмісту в ґрунті азоту Nt;
- борові Pn, типові для соснових лісів;
- ксерофітно-дібровні Qx, властиві лісам лісостепової зони;
- свіжих MFr і сухих MDr лук, відповідно до нормальних або з недостатнім водозабезпеченням;
- степові St;
- адвентивні Ad, тобто заносні, сторонні для цього типу екосистем види рослин.

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. 1.3).

Загальна площа територій, що охороняються (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 (Schmitt et al., 2008).

Таблиця 1.3. Стан лісів на основних континентах і країнах (за Станом лісів, 2009)

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

У регіоні проведення досліджень на північному сході України з метою збереження природних лісів був організований Національний природний парк «Деснянсько-Старогутський». Лісова рослинність на його території займає 8583,9 га (52,9% усієї площі). Основні площі лісів розташовані в його Старогутській частині, де на них припадає близько 80%. Більше ніж 65% площ складають соснові ліси (Панченко, 2013). Існує думка (Смирнова, 1990), що антропогенно змінені лісові угруповання після введення режиму заповідності формують лише субклімаксові фітоценози, а клімаксові угруповання, особливо дубові ліси, без активної «допомоги» з боку людини самовідновлюватися не можуть. Оскільки перші фази лісовідновлення пов'язані з нижніми ярусами лісу, ця обставина робить особливо актуальним вивчення структури й властивостей популяцій видів рослин, що домінують у трав'яно-чагарничковому ярусі.

Лісові екосистеми, які охороняються, нерідко є останнім рубежем, які перешкоджають 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 (Smeloff, 1998). 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).

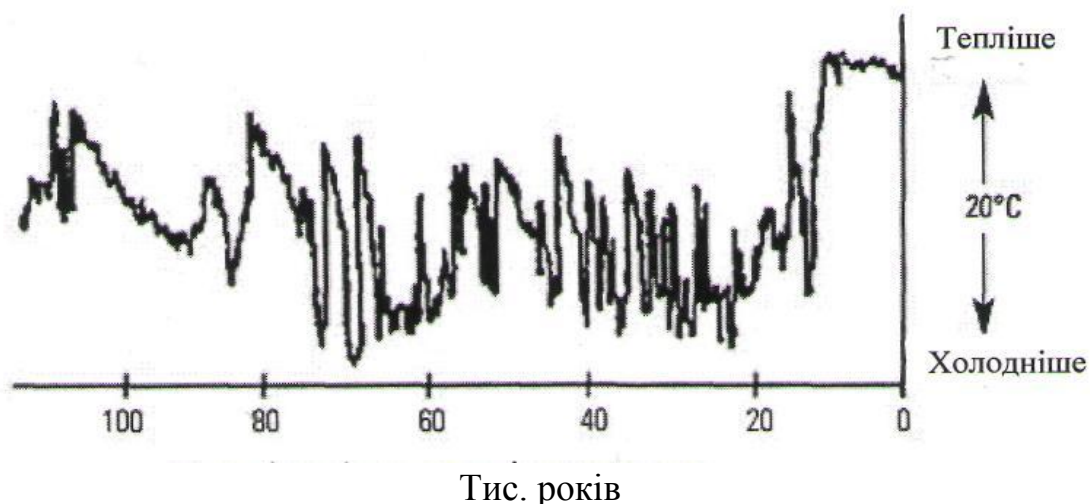


Рис. 1.1. Зміна середньої температури на планеті за останні 100 тисяч років (за: Лавджой, 2008).

Наслідки, здавалося б, незначного підвищення глобальної температури за останній час усього на $0,75^{\circ}\text{C}$ для біосфери в цілому і лісових екосистем зокрема є досить значними. Це обумовлено не стільки самою середньою температурою, а 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 (Peters, 1985). У цих умовах неминучою є досить глибока трансформація структури і функціонування лісових екосистем (Peters, 1990). Г. Муні із співавторами (Mooney et al., 2009) показав, що найуразливішими в умовах глобального потепління є тропічні і субтропічні ліси. Однак і ліси помірного клімату, і особливо широколистяні ліси південної частини лісової зони Євразії також починають зазнавати глибоких змін, моніторинг яких украй 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 надґрунтового покриву погіршаться (Леса и изменение климата, 2010).

Очікуване у XXI ст. подальше потепління клімату викличе, зокрема, зміни термінів фенологічних стадій у рослин. Воно, безперечно, вплине на лісові екосистеми.

На рис. 1.2. в картографічній формі, за даними С.М. Семенова та ін. (2006), подані розрахункові зміни часу початку вегетації в берези *Betula pendula* Roth. на території країн СНД у 1996–2025 рр. Розрахунок виконано з використанням суми ефективних температур для збільшення середньої

температури на 1 °С порівняно з рівнем 1966-1995 рр. і за умови незмінності інших показників зміни клімату.

На рисунку видно, що типовий зсув часу початку вегетації берези в бік більш ранніх дат становить від 3 до 6 діб. Зсув у бік більш ранніх дат є найбільш виявленим (6 діб і більше) у деяких субрегіонах Північного Кавказу, Закавказзя, Далекого Сходу (Примор'я), Камчатки. В Україні він становить – 3-6 діб. У цих умовах у лісах неминуче буде збільшуватися чисельність термофілів (трав, підросту дерев та чагарників).

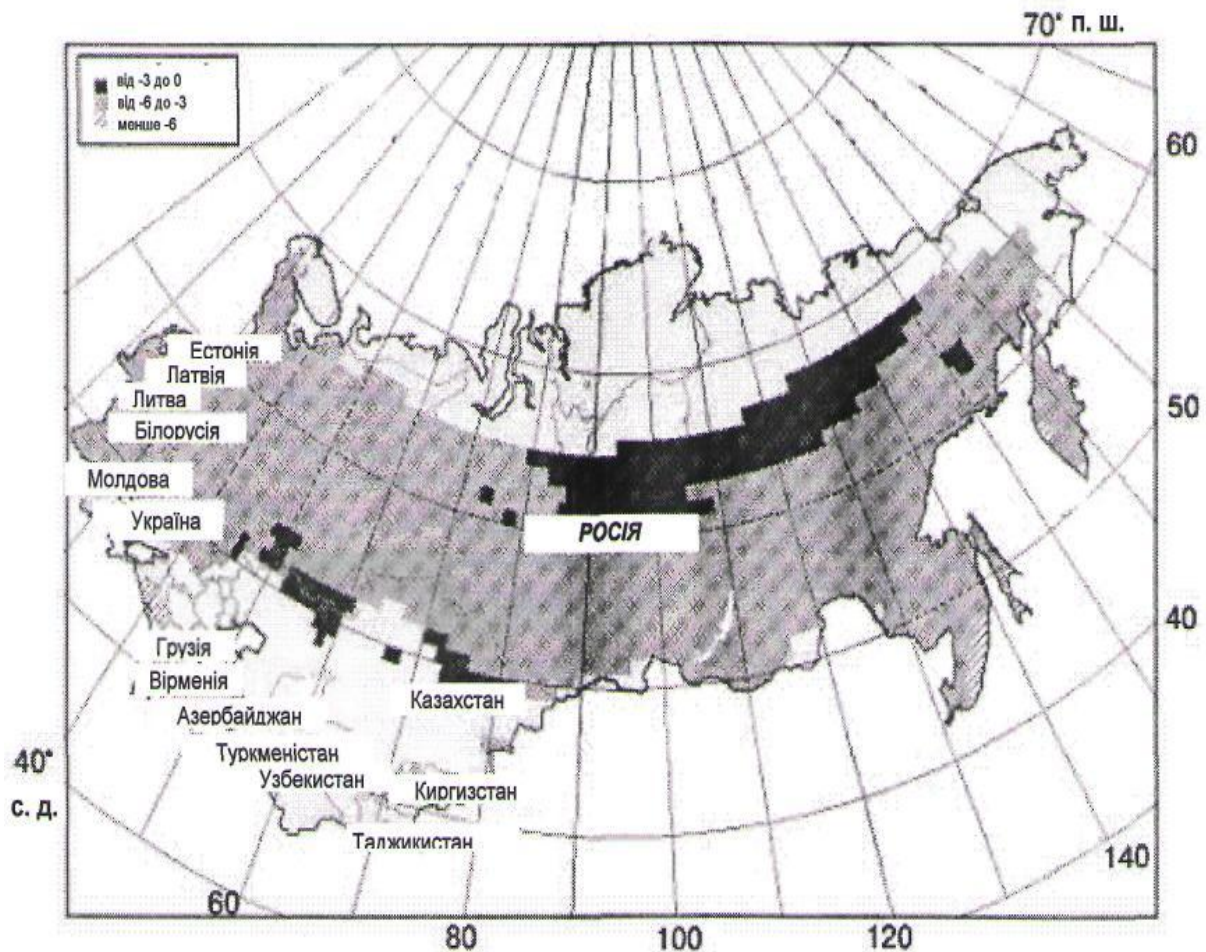


Рис. 1.2. Зміна розрахункової дати вегетації берези *Betula pendula* Roth. на території країн СНД (за добу) в 1996–2025 рр. (за С.М. Семеновим та ін., 2006)

Яскравою ілюстрацією трансформації лісових екосистем в умовах глобального потепління клімату є польові експерименти Е. Фарнsworthа (Farnsworth, 1995) 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. Головними з них є такі:

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, й для всієї території Сумської і суміжних областей (Чорноус, 2006).

1.5. Популяційний рівень біорізноманітності

О.В. Смирнова та ін. (2002) 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 також 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. (Falk, 2006).

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 чинників в популяції

відбувається диференціація особин за біолого-екологічними особливостями. При комплексному популяційному аналізі прийнято виділяти такі основні типи структури популяцій: а) вікова; б) онтогенетична; в) віталітетна; г) розмірна; д) гендерна.

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, характер їх розміщення, 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 рослини оцінюється їх кількість.

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 знання встановлено вже кілька важливих закономірностей (Злобин, 2010). По-перше, за більшої внутрішньої популяційної різноманітності популяції стійкіші, 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-запильників, 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 в них внутрішньопопуляційну різноманітність і робить менш стійкими.

Підсумком вивчення внутрішньопопуляційної структури можуть бути виділені субпопуляції, тобто сукупності особин однієї популяції, які схожі один з одним, але відрізняються від інших особин цієї популяції. Так, як одна з субпопуляцій можуть розглядатися проростки, а іншій – 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. **Екоценоклін популяцій** – це набір популяцій одного виду рослини, які займають свої місця перебування, що складають певний градієнт або екологічних чинників, або фітоценозів.

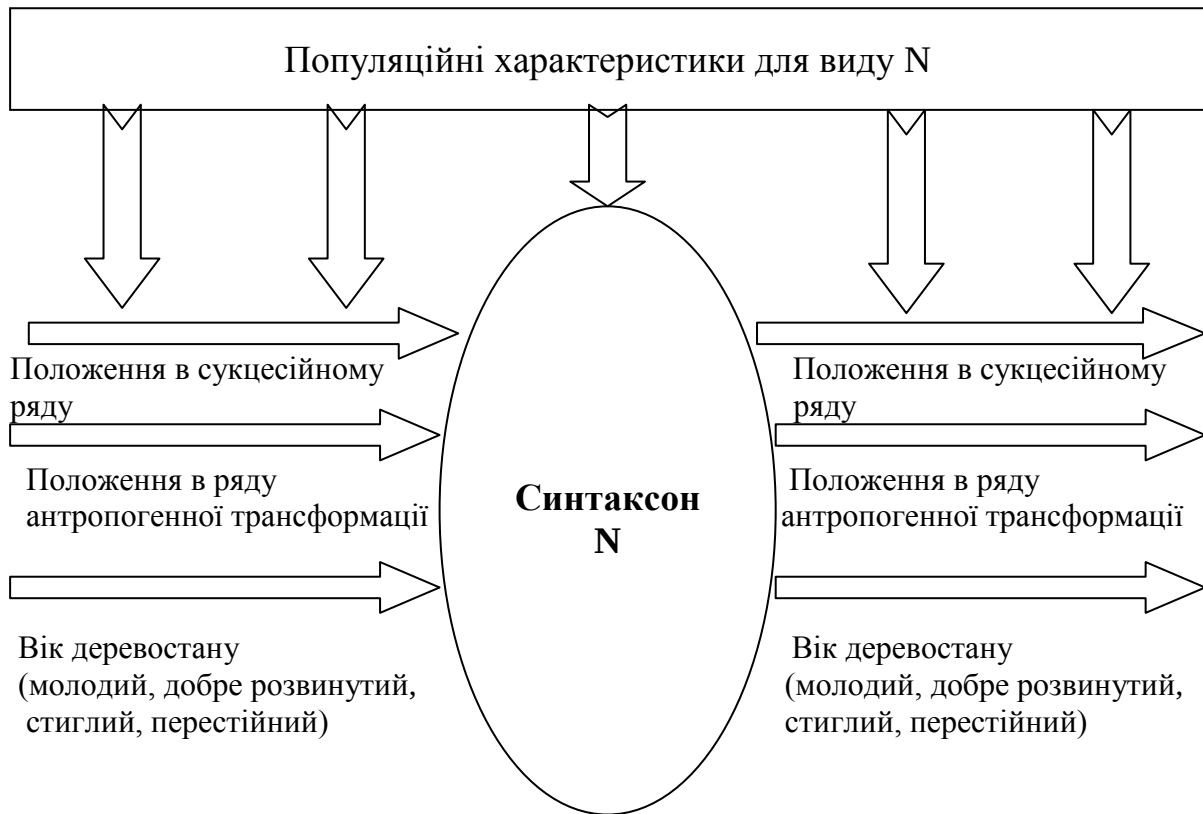


Рис. 1.3. Основні характеристики фітопопуляцій і чинники, які на них впливають

Для популяцій трав'янистих рослин у нижніх ярусах лісу характерною є обумовленість загальною ценотичною ситуацією. Схема на рис. 1.3 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.

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. Самі по собі реєстрація рідкісних видів із занесенням до червоних книг, створення різних категорій природних територій, що охороняються, і формування екологічної мережі не можуть забезпечити стійкого існування фітопопуляцій. Необхідні довгостроковий моніторинг популяцій, створення бази цих популяційних параметрів, насамперед, популяції

рослин, що знаходяться під загрозою зникнення. Нагальним є і дослідницький центр, який би міг об'єднати поки що розрізнені роботи фахівців у галузі популяційної екології рослин. Необхідний, нарешті, державний Кадастр стану популяцій видів, занесених до червоної книги України і регіональні природоохоронні списки.

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 рідкісних видів і рідкісних рослинних угруповань.

РОЗДІЛ 2

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ

2.1. 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 (Мамаєв, 1990). 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 (2004), 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 «еdifікатор» і «домінант».

Загальні біологічні й екологічні особливості видів дерев, поширених у Євразії, наводяться в багатьох роботах (Сукачев, 1934; Морозов, 1949; Булыгин, 1991; Сенов, 2006; Луганский, 2010 та ін.). У регіоні 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 ствола 0,5–1,2 м. Стовбур прямий. Крона високо піднята, конусоподібна, а згодом округла, широка, з горизонтально розташованими в кільцях гілками. Кора в нижній частині стовбура товста, луската, сіро-коричнева, з глибокими тріщинами. Лусочки кори утворюють пластини неправильної форми. Хвоїнки розташовані по дві в пучку, 2,5–6 см завдовжки, 1,5–2 мм завтовшки, сіро- або сизувато-зелені, як правило, злегка зігнуті, краї дрібнозубчасті, живуть 2–6 років.

Коренева система стрижнева, глибока. На глинистих, з близькими ґрунтовими водами, болотистих або кам'янистих ґрунтах розвивається переважно поверхнева коренева система.

Чоловічі шишки 8–12 мм, жовті або рожеві. Жіночі шишки 3–6 см завдовжки, конусоподібні, симетричні або майже симетричні, поодинокі або по 2–3 шт. Насіння чорне, 4–5 мм, з 12–20 мм перетинковим крилом. Плодоносить з 15 років, в густих насадженнях з 40 років, щедрі урожаї 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.

Екологічні амплітуди для сосни звичайної за дев'ятьма основними екологічними чинниками, встановлені за екологічними шкалами Я.П. Дідуха (Didukh, 2011), наведені на рис. 2.1.

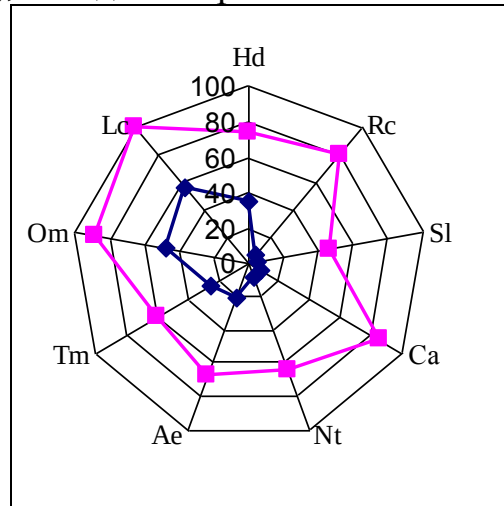


Рис. 2.1. Екологічна амплітуда *Pinus sylvestris* L. Позначення осей: Hd – водний режим; Rc – кислотність ґрунту; Sl – сольовий режим ґрунту; Ca – кількість карбонатів в ґрунті; Nt – вміст азоту в ґрунті; Ae – аерація ґрунту; Tm – термоклімат; Om – вологість; Lc – освітленість.

***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 400–500 років. Річний приріст у висоту – 50 см, завширшки 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. Кора сірого кольору, що відшаровується тонкими пластинками.

Чотиригранні шпильки, розташовані по спіралі, сидять по одній на листових подушечках. Довжина шпильок від 1 до 2,5 см. Тривалість життя кожної шпильки шість і більше років.

Шишки циліндричні, 8–15 см довжини, 3–4 см ширини. Незрілі шишки ясно-зелені або темно-фіолетові, зрілі – ясно-бурі або червонувато-бурі, звисають донизу. Сім'явиношування 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 вимоглива, але не переносить засолення ґрунту. Віддає перевагу суглинним вологим ґрунтам.

Екологічні амплітуди для ялини звичайної наведені на рис. 2.2.

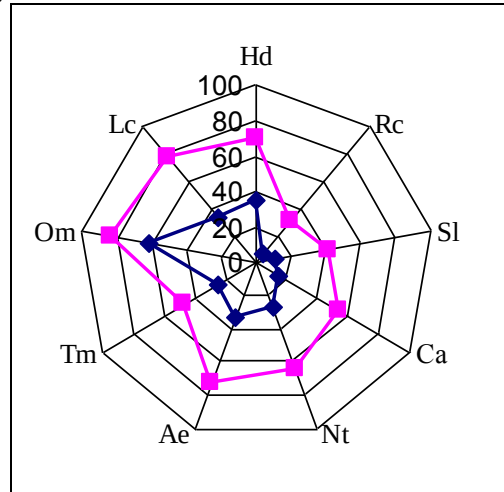


Рис. 2.2. Екологічна амплітуда *Picea abies* L. (умовні позначення див. на рис. 2.1)

***Quercus robur* L.** Дуб звичайний (черешковий). 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). Кора темно-сіра, чорнувата, товста.

Коренева система складається з дуже довгого стержневого кореня; з 6–8 років починають розвиватися бічні корені, що теж йдуть глибоко в землю.

Листорозміщення чергове, на верхівці гілок у вигляді пучків. Листя перистолопате, довгасте, довгасто-оберненойцеподібне, донизу звужене або серцеподібне, часто з вушками, на верхівці тупі або виїмчасті, 40–120 мм завдовжки, 25–70 мм завширшки.

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. Вони зібрані в дрібні групи по два-три разом на окремій червонястій стеблинці, мають шестироздільну, по краях червонувату оцвітину. 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. Врожайність насіння дуба змінюється по роках і в різних місцезростаннях. Високий урожай жолудів повторюється 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.

Екологічні амплітуди для дуба звичайного наведені на рис. 2.3.

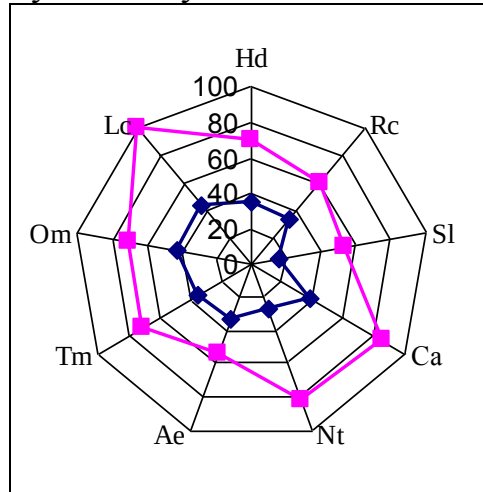


Рис. 2.3. Екологічна амплітуда *Quercus robur* L. (умовні позначення див. на рис. 2.1)

***Tilia cordata* Mill.** Липа серцеподібна. Листопадне дерево 20–38 м висотою з шатроподібною кроною. Кора темна, на старих деревах борозниста. Тривалість життя дерев до 500 і більше років.

Листя чергове, серцеподібне, довгочерешкове, зубчасте, з відтягнутою загостреною верхівкою, зверху зелене, знизу сизувате.

Однодомна рослина. Квітки правильні, двостатеві, з подвійною п'ятироздільною оцвіткою, до 1–1,5 см в діаметрі, жовтувато-білі, пахучі, зібрані в повислі щиткоподібні суцвіття по 3–11 штук, при суцвіттях є довгастий жовтувато-зелений прилисток. Плід – кулястий, опушений, тонкостінний, одно- або двосім'яний горішок. 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°C).

Екологічні амплітуди для липи наведені на рис. 2.4.

***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. Кора сіра, тріщинувата. Вік дерев може досягати 300 років.

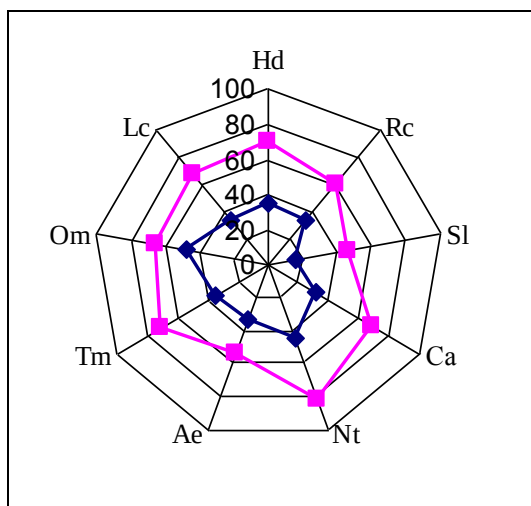


Рис. 2.4. Екологічна амплітуда *Tilia cordata* Mill. (умовні позначення див. на рис. 2.1)

Листя непарнопірчасте, складається з 7–15 листочків. Листочки ланцетні або довгасто-яйцеподібні, сидячі.

Суцвіття волотисті. Квітки дрібні, без оцвітини, двостатеві. Цвітіння до появи листя. Квітне в травні. Вітрозапилювальне. Анемохор. Плоди вузькі крилатки, завдовжки до 5 см. 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 ясенєво-дубові ліси, характерні для південної смуги широколистяної зони та Лісостепу, а також лісу в поєднанні з чорною вільхою в заплавах річок.

Екологічні амплітуди для ясена звичайного наведені на рис. 2.5.

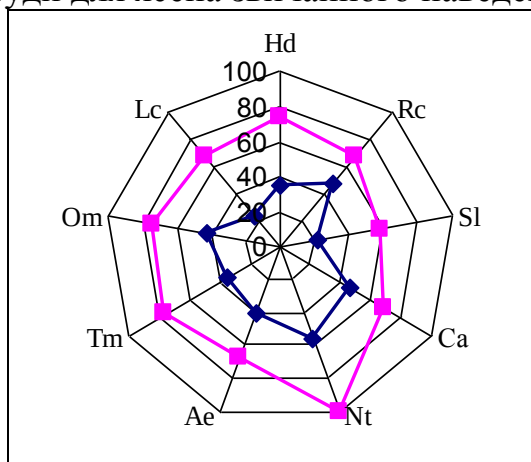


Рис. 2.5. Екологічна амплітуда *Fraxinus excelsior* L. (умовні позначення див. на рис. 2.1)

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, що йдуть далеко по боках і охоплюють величезний об'єм ґрунту.

Листя супротивне, з добре виявленим жилкуванням, довгочерешкове, у контурі округле, п'ятилопате.

Цвіте у квітні-травні, одночасно з розпусканням листя. Клен гостролистий – дводомна рослина. Квіти зібрані в багатоквіткові щиткоподібні суцвіття, розташовані на кінцях гілок. Ентомофілія. Плід – подвійна блідо-зеленувата крилатка завдовжки 8–11 см.

Віддає перевагу вологим, родючим, добре дренованим ґрунтам. Чутливий до низького вмісту азоту, засолених ґрунтів і застою води. Погано росте на піщаних, глинистих або багатих на вапно ґрунтах. Тіньовитривалий, але з віком поступово втрачає цю якість. Зимостійкий.

Екологічні амплітуди для клена гостролистого наведені на рис. 2.6.

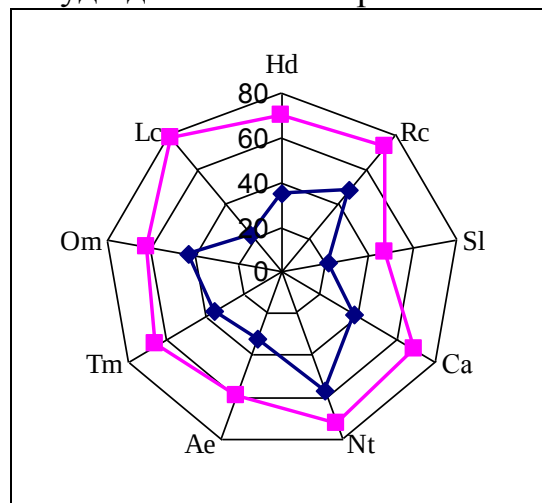


Рис. 2.6. Екологічна амплітуда *Acer platanoides L.* (умовні позначення див. на рис. 2.1)

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. Кора бура, глибоко-тріщинувата.

Листя еліптичне або довгасто-оберненояйцеподібне, завдовжки 8–15 см. Основа злегка асиметрична.

Квітки зібрані у бічні зонтикоподібні суцвіття, двостатеві, із редукованою оцвітиною. Рослина вітрозапилювана. Цвіте в березні-квітні. Плід – овальна або оберненояйцеподібна крилатка, насіння проростає дружно, безпосередньо після поширення.

Мезофіт. Тіньовитривалий.

Екологічні амплітуди для в'язу голого наведені на рис. 2.7.

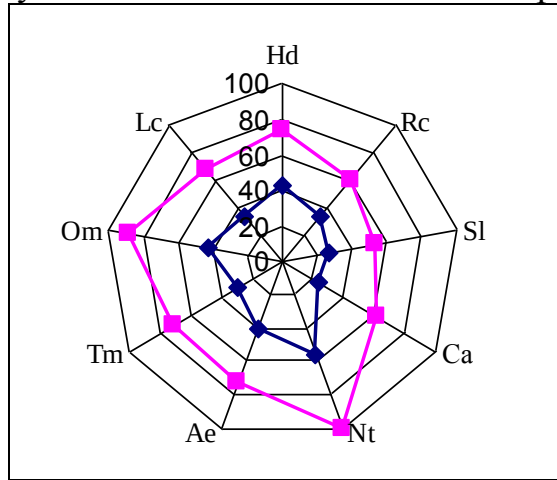


Рис. 2.7. Екологічна амплітуда *Ulmus glabra* Huds. (умовні позначення див. на рис. 2.1)

***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.

Листя чергове, трикутно-ромбічне або ромбічно-яйцеподібне, з клиноподібними підставами.

Квітки дрібні, непоказні, роздільностатеві, зібрані в різностатеві суцвіття-сережки. 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. Плід сплюснутий, сочевицеподібний горішок, що утворює на вершині два усохлі стовпчики і оточений більш-менш широким тонкошкірим, перетинчастим крильцем. Анемохорія.

Мезофіт. Світлолюбна. До багатства ґрунту береза не вимоглива. Росте на піщаних і суглинних, на багатих і бідних, на вологих і сухих ґрунтах.

Екологічні амплітуди для берези повислої наведені на рис. 2.8.

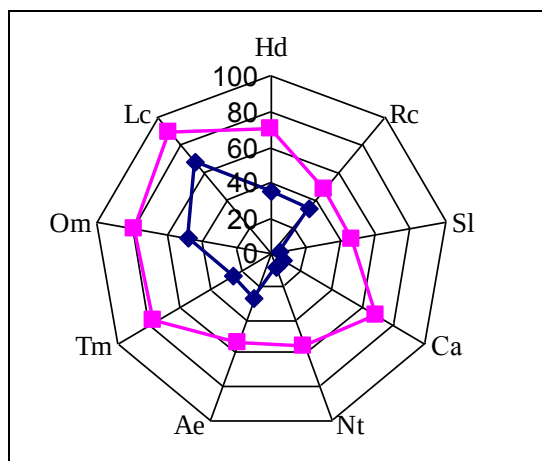


Рис. 2.8. Екологічна амплітуда *Betula pendula* Roth. (умовні позначення див. на рис. 2.1)

***Populus tremula* L.** Осика. Листопадне дерево заввишки 10–15 м. Кора стовбурів 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.

Листя чергове, округло-ромбічне або округле, завдовжки і шириною 3–7 см, голі, зверху зелене, знизу сизувате, по краю з нерівними великими закругленими зубцями.

Осика – рослина дводомна, вітрозапилювана. Анемохор. Квітки в осики дрібні, роздільностатеві, зібрані в суцвіття-сережки завдовжки від 4 до 15 см. Плід – коробочка, з дрібним насінням, забезпеченим білими шовковистими волосками. 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.

Екологічні амплітуди для осики наведені на рис. 2.9.

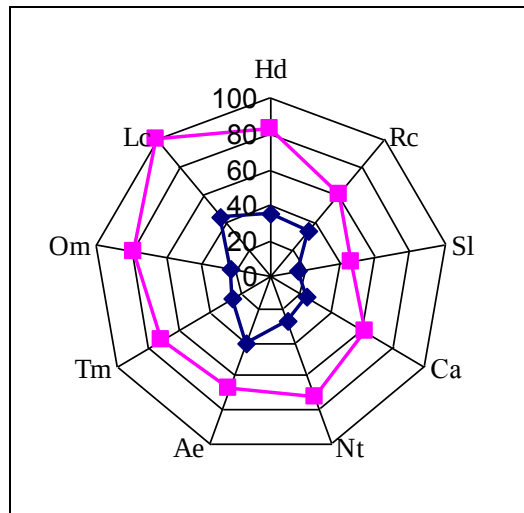


Рис. 2.9. Екологічна амплітуда *Populus tremula* L. (умовні позначення див. на рис. 2.1)

***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. Кора стовбура спочатку зеленувато-бура, блискуча, усіяна поперечними світлуватими залозками. Живе зазвичай до 80–100 років.

Листя супротивне (листорозміщення за формулою $\frac{1}{3}$), просте, округле або оберненояйцеподібні, завдовжки 4–9(12) см, шириною (3)6–7(10) см, на кінцях тупе або з невеликою виїмкою.

Рослина однодомна. Цвіте ранньої весни, до появи листя, у квітні-травні. Квітки в повислих сережках. Тичинкові квітки в довгих повислих сережках, по 3–5 разом, утворюються, як і маточкові, восени; маточкові по 3–5 у шишкоподібних коротких сережках на довгих ніжках, при дозріванні насіння деревіючі. Анемофіл.

Плід – невелика шишка, довжиною близько 2 см, 2–2,5 мм у діаметрі, спочатку зелена, до осені темно-червоно-бура, яйцеподібна, майже округла, з дуже сплюснутою, прямою основою і гострою верхівкою, зі шкірястим, дуже вузьким, прозорим крилом, зібрані по три-чотири разом, кожна на довгому черешку. Під кожною лусочкою сидять по два сплюснуті, 2–4 мм завдовжки, червонувато-бурі горішки. Плоди дозрівають у вересні-жовтні. Плодоносить через 3–4 роки, рясно. Схожість насіння зберігається два-три роки.

Вільха досить вимоглива до 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 зволожених ґрунтах утворює чисті насадження.

Екологічні амплітуди для вільхи клейкої наведені на рис. 2.10.

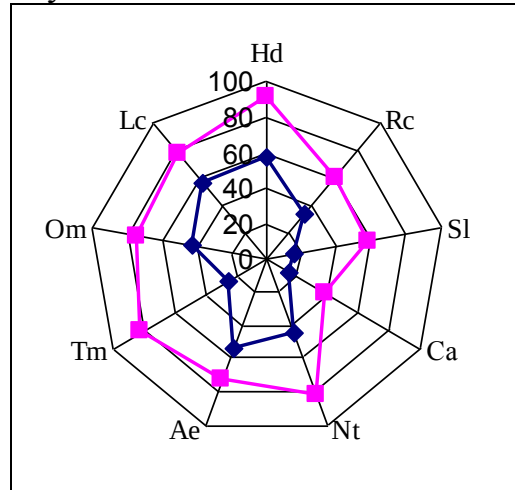


Рис. 2.10. Екологічна амплітуда *Alnus glutinosa* (L.) P. Gaertn. (умовні позначення див. на рис. 2.1)

2.2. Екологічне середовище під покривом лісу

Трав'яно-чагарничковий ярус у лісових екосистемах знаходиться в специфічних екологічних умовах. Вони визначаються погоднокліматичними параметрами природної зони та істотно трансформовані покривом деревних лісоутворювальних порід. В.С. Іпатов (1971) наголошував, що місце існування в лісах виконує подвійну функцію: поперше, є резервуаром речовини і енергії, що створює специфічний набір екологічних ресурсів і умов мешкання, і по-друге, становить собою канал зв'язку між рослинами.

За підрахунками П. Джиллера (1988), 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 (Conell, 1964). У стабільному екологічному середовищі рослини витрачають менше енергії на пристосування до її флуктуацій, і тому в таких умовах вища є 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 (Высоцкий, 1952; Сахаров, 1938, 1940, 1949; Алексеев, 1975; Спурр, 1984, Косарев, 2007 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. Залежить зниження освітленості під покривом лісу і від зімкнутості деревостою.

Зміна спектрального складу світла під покривом в лісових екосистемах залежить від характеру листя в деревної породи. У хвойних лісах зміна потоку ФАР порівняно незначна, тоді як у листяних вона істотна (Алексеев, 1975). Особливо помітний вплив на вертикальний розподіл світла і частку ФАР у загальному світловому потоці має повнота деревостою, 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 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 (Їабарт, 1970). 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 деревостою. У лісі уповільнене вранішнє нагрівання ґрунту і прискорене його вечірнє охолодження (Петропавловский, 1969).

В окремих випадках може виявлятися охолоджувальна дія лісу: через нерівну поверхню крон дерев збільшуються тепловтрати, а затікання холодного повітря між кронами знижує мінімальну температуру (Лучшев, 1940).

Узимку ґрунт в лісі зазвичай промерзає сильніше і глибше, ніж на відкритому місці, оскільки сніг певною мірою 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 (Травлєєв, 1960). 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 її 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 листкової поверхні підліска.

Водний режим. Режим вологості ґрунту і вологості повітря під пологом 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 випадних опадів особливо помітний за посушливої погоди і конвективного режиму (Молчанов, 1960, 1973).

Покрив деревостану завжди певною мірою затримує опади в кількості від 10 до 100%. Фактична кількість вологи, що надходить на поверхню трав'яно-чагарничкового ярусу, обумовлена видом лісоутворювальної деревної породи, мірою залісненості її крон, віком і відповідно діаметром дерев і повнотою деревостою. 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 поверхневого ґрунту лісової екосистеми впливає і їх характер. Короткочасні і мрячні дощі повніше затримуються кронами, ніж зливи. 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% (Саввинов, 1971). 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 (Сахаров, 1939). У деяких типів лісових екосистем у зв'язку з цим ґрунт влітку висихується більше, ніж на відкритих місцях. Узагальнюючи досвід згаданих вище авторів, П.П. Кузьмін (1954) 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 деревостою 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 ранкові години. 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% вищою, ніж на відкритих місцях (Смоляк, 1969). Отже, у лісах випарувальна сила повітря знижена, що само по собі створює сприятливі умови для багатьох видів рослин.

Опади, які досягають ґрунту під покривом лісу, відрізняються зміненним хімічним складом: у зв'язку з вимиванням з листя вони збагачені іонами нітратів, кальцію, магнію, фосфору, калію, марганцю і вугільною кислотою (Tukey, 1970). З хвої сосен і ялин насамперед вимивається калій, а береза найбільше втрачає кальцій. Показано, що в осіданнях, 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 вегетаційній 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. Різде зниження поверхневого і внутрішньогрунтового 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 (Кобак, 1967). 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. Властивості ґрунту під лісом обумовлені видовим складом деревних порід і лісотаксаційними властивостями деревостою. Під різними деревними породами і в різних типах лісу насиченість ґрунту корінням не однакова. Специфічною є і дія кореневих 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 XX – початку XXI віків є глобальне потепління клімату. Воно повною мірою стосується й північного сходу України (рис. 2.11). 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. 2.12).

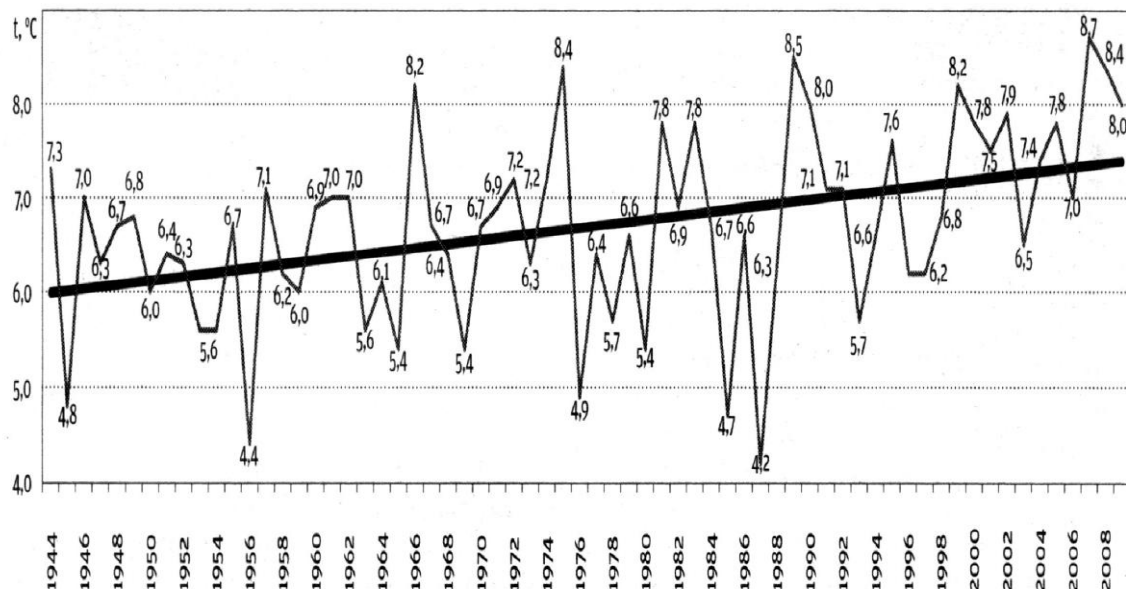


Рис. 2.11. Динаміка середньорічної температури з 1940 по 2008 рік на північному сході України (за даними Сумської обласної метеостанції)

З огляду на 22-річний період, Хеллер і Завалета (Heller, Zavaleta 2008) 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.

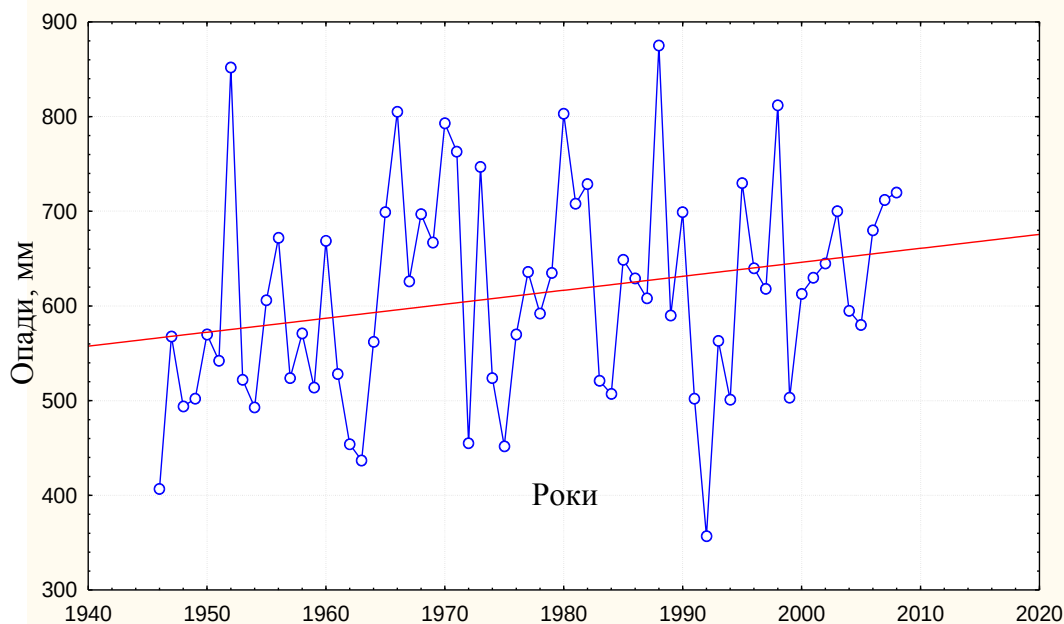


Рис. 2.12. Динаміка випадання опадів з 1946 по 2008 рік на північному сході України (за даними Сумської обласної метеостанції)

У цілому, 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 цьому ярусі лісових екосистем особливо гостро виявляється дія закону мінімуму Лібіха, за якими дефіцит хоч би одного ресурсу справляє різку негативну дію на рослини. Для оцінки комплексу екологічних особливостей кожної конкретної лісової екосистеми найдоцільніше використати методи фітоіндикації.

2.3. 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 лісової екосистеми становлять лісоутворювальні 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, як змішаний – декількох порід. Деревостій може сформуватися як насінний деревостан або як вегетативний. Він може мати природне або штучне походження (посадка, посів). Деревостани характеризуються віковою структурою, тобто співвідношенням в них груп дерев за абсолютним віком. Деревостани можуть бути одновіковими, коли дерева за віком не виходять за межі одного класу, і різновіковими, 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 сум горизонтальних проекцій крон з урахуванням їх перекриття до займаної площі.

Деякі фахівці при аналізі архітектоніки лісів використовують поняття «елемент лісу». **Елемент лісу** – це деревостан однієї породи, одного віку, що однаково виник і однаково розвивається за однорідних умов росту (Луганский, 2010). В.Г. Скляр (Skliar, 2013) 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.

Ярусна організація лісової екосистеми – 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.

Трав'яно-чагарничковим ярусом називають сукупність мохів, лишайників, трав'янистих рослин, напівчагарничків і невеликих чагарників, що складають нижній ярус лісового угруповання (Ткаченко, 1955). Він являє собою самостійну синузій лісового угруповання. Стосовно неї едифікаторною є синузія дерев і чагарників лісу (Банникова, 1967). 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-чагарничкові рослини існують в екологічному середовищі, докорінно зміненому рослинами верхніх ярусів.

Упродовж досить тривалого часу розробляються різні підходи до класифікації трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових екосистемах. Перші класифікаційні системи трав'яно-чагарничкового ярусу були орієнтовані на життєві форми (Крюгер, 1837). Поступово, у міру розуміння динамізму лісових угруповань почали розроблятися динамічні класифікації трав'яно-чагарничкового ярусу. С.С. Печнікова (1931) 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. Тоді ж почали класифікувати види трав'яно-чагарничкового ярусу за їх екологічними особливостями (Цыганов, 1974).

Виявлення факту взаємної асоційованості 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 розробленні прогностичних моделей його стану, як

це наголошувалося в роботах багатьох сучасних дослідників (Бородин, 1984, Рысин, 1975 та ін.).

Таким чином, для аналізу лісових екосистем виявилося корисним поняття про популяцію. **Популяція** – це сукупність генетично однорідних рослин одного ботанічного виду, які вільно схрещуються між собою і займають у фітоценозі певну територію (Якубенко, 2011). 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 особливостям місця існування. Парцелами в лісовому насадженні є: групи дерев, ділянки насадження з різними домінантами в живому надґрунтовому покриві, невеликі прогалини.

Синузія – структурна однарусна частина фітоценозу, яка складається з видів рослин, що належать до однієї або кількох екологічно близьких життєвих форм і відокремлені в часі і просторі (Петровский, 1961). До синузії входять рослини зі схожими вимогами до місця існування. Як синузії можуть розглядатися окремі яруси лісового угруповання. Для багатьох типів лісових фітоценозів характерна синузія ранньоквітнучих рослин. Розрізняють синузії різних способів вегетативного відновлення, синузії чагарничків, синузії вегетативно рухливих рослин (або синузії нерухомих чи мало рухливих рослин) – стиржнекореневих, дернових.

Консорція – це ценотична популяція вільноживучої зеленої рослини разом з усіма пов'язаними з нею популяціями інших організмів (тварини, бактерії, гриби і т.п.). 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 архітекτονіки лісових екосистем є характер крон дерев. Він, передусім, визначається видовими особливостями рослин, але за рахунок адаптивної стратегії структура крона дерева може істотно змінюватися. Так, на прикладі дуба було показано, що на тип крони впливають екологічні умови місцезростання і процес формоутворення в дерев (рис. 2.13).

Наведені вище поняття і терміни відображають дуже складну архітектонику лісових екосистем. 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.

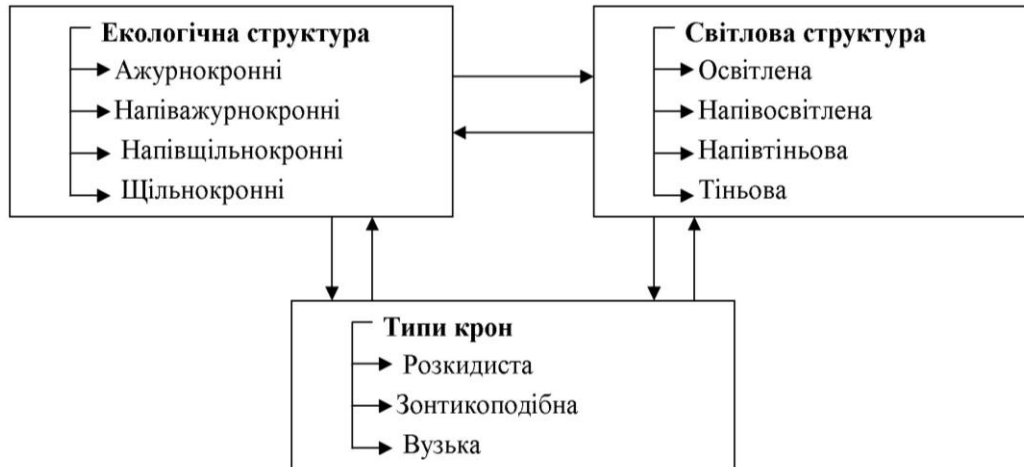


Рис. 2.13. Відповідність типів крон екологічній і світловій структурі в дуба (по Калашник, 2008)

2.4. 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 (Парфенов, 1966). Помічено, що фітоценотична стійкість рослин є найбільшою в центральній частині ареалу.

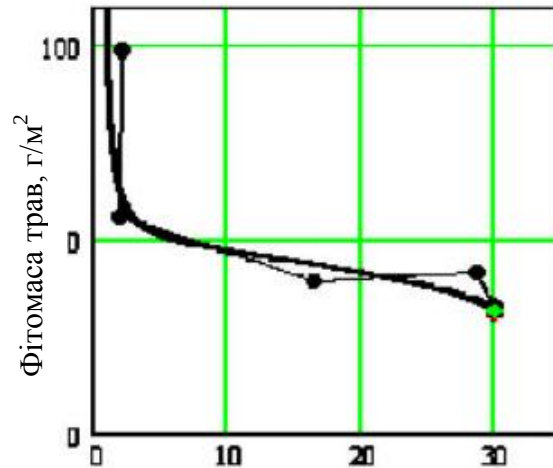
У лісових екосистемах на склад нижніх ярусів великий вплив справляє порідний склад деревостану, зімкнутість деревного покриву і пов'язані з ними коливання освітленості. Цій проблемі присвячено багато робіт (Банникова, 1967 та ін.). Як механізм прямої дії деревних порід на трав'яно-чагарничковий ярус виступає структура фітогенних полів.

Для формування трав'яно-чагарничкового ярусу в будь-яких лісових екосистемах провідну роль відіграє структура фітогенних полів лісоутворювальних дерев. А.І. Морозкін та ін. (2010) 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 деревостою».

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 і конвалії 0,3–0,5 (Волкорезов, 1999).

С.Н. Іванова (2009) запропонувала для зв'язку особливостей деревостою і ярусу трав і чагарничків низку кількісних моделей. Для лісів переважанням ялиці і ялини вона встановила статистично достовірну обумовленість розвитку трав'яно-чагарничкового ярусу від повноти деревостану (рис. 2.14).



Абсолютна повнота ялини та ялиці, кв.

Рис. 2.14. Залежність фітомаси трав від повноти деревостану (за С.Н. Івановою, 2009)

Функціональні зв'язки верхніх і нижніх ярусів у лісових екосистемах досить складні. 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 (2012). Виявилося, що структура ценопопуляції *P. bifolia* в умовах мозаїчного фітоценозу є розмежованими в просторі ценопопуляційними локусами різного віку, що формуються під впливом еколого-ценотичних умов. Стійкий оборот покоління виду може здійснюватися в умовах одного фітоценозу, але приурочених до його різних мікроценозів.

Потужним створювачем середовища є липа серцелиста. Е.А. Платонова зі співавторами (2006) показала, що в лісах з липою змінюється достатня кількість, морфологічна структура і життєвий стан багатьох видів лісових трав. У просторі під крону 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 ансамблів. М.Я. Кац (1943) 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 (Злобин, 1960). К.А. Куркін (Карманова, 1970) виділяв шість основних типів взаємовідносин рослин:

- 1) конкурентне співіснування, коли види росту разом, хоча й конкурують;
- 2) конкурентне протистояння, коли види, що спільно ростуть, 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.

Численні дослідження в галузі аналізу асоційованості і сполученості видів у трав'яно-чагарничкового ярусу лісів різних типів (Мозговая, 1982) 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 (Смирнова, 1990), 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 (1992), 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, 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. Смирновою та ін. (1990) 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; е) 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) вікова структура популяції; є) віталітетна структура популяції; ж) статева структура популяції; з) хід та ефективність вегетативного і генеративного розмноження; и) тип розміщення особин у межах популяційного поля; і) загальна чисельність рослин; ї) щільність популяції.

Для рослин живого надґрунтового покриву лісових екосистем виявленість їхніх едифікаторних властивостей істотна. Так, *Vaccinium myrtillus* L. 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 (Богданов, 1956). З цими властивостями лісових трав пов'язаний їх вплив на процес природного відновлення лісоутворювальних деревних порід. Н.М. Березенко (1958) встановив, наприклад, що молоді дубки краще приживалися на ділянках лісу з переважанням *Aegopodium podagraria* L. 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 травостої лісу зростає кількість видів експлерентів (Перевозникова, 2005).

2.5. Особливості лісів північного сходу України. Динаміка лісових угруповань

Північний схід України порівняно з іншими регіонами разом з Карпатами відрізняється високою лісистістю (рис. 2.15). Опису рослинності цього регіону, зокрема лісових фітоценозів, приділяється увага в багатьох роботах (Курнаєв, 1968; Matuszkiewicz, 2001; Гончаренко, 2003; Булохов, 2003; Григора, 2005; Андрієнко, 2006; Соломаха, 2008; Onyshchenko, 2009; Панченко, 2013 та ін.).

Згідно з геоботанічним районуванням район, у якому здійснювалося дослідження, належить до європейських широколистяних лісів, східно-європейської провінції і охоплює дві під провінції – східно-європейську і полісько-подільсько-середньо-придніпровську.

Легенда до карти геоботанічного районування України (рис. 2.15)

Європейська широколистянолісова область.

Альпійсько-Карпатська гірська провінція лісів та високогірної рослинності.

Східнокарпатська підпровінція листяних та хвойних лісів і високогірної рослинності

1. Верховинсько-Бескидський округ звичайнодубових, букових, модринових та ялинових лісів та післялісових луків.

2. Мармаросько-Чорногірсько-Свидовецький округ скельно- та звичайнодубових, букових, модринових та ялинових лісів, субальпійської та альпійської рослинності.

Центральноєвропейська провінція широколистяних лісів.

Південнопольсько-Західноподільська підпровінція широколистяних лісів, лук, лучних степів та евтрофних боліт:

3. Сандомирсько-Верхньодністровський округ дубових, дубово-соснових лісів, лук та евтрофних боліт.

4. Опільсько-Кременецький округ букових, грабово-дубових лісів, справжніх та остепнених лук і лучних степів.

5. Покутсько-Медоборський округ букових, грабово-дубових та дубових лісів, справжніх та остепнених лук і лучних степів.

6. Розтоцький округ букових, буково-соснових, дубово-соснових, ялицевих і дубових лісів, заплавлених лук та евтрофних боліт.

7. Малополіський округ грабово-дубових, соснових лісів, заплавлених лук та евтрофних боліт.

8. Люблінсько-Волинський округ грабово-дубових, дубових лісів та остепнених лук.

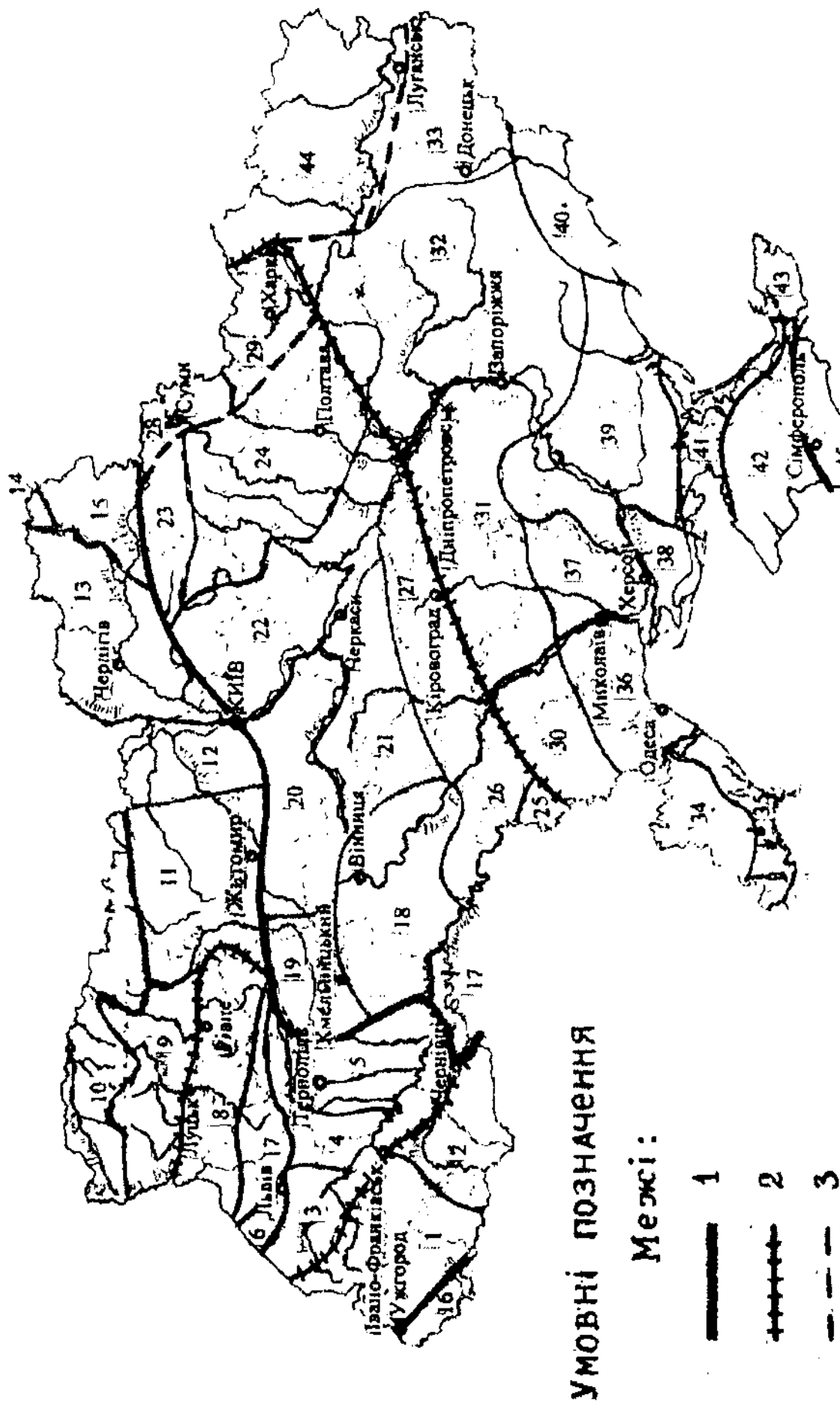


Рис. 2.15. Геоботанічне районування України (за Я. П. Дідухом та Я. П. Шеляг-Сосонко, 2003)

Умовні позначення: 1 – межі геоботанічних областей; 2 – межі геоботанічних провінцій; 3 – межі геоботанічних підпровінцій; 4 – межі геоботанічних округів. Номера округів відповідають наведеному у легенді.

Східноєвропейська (Сарматська) провінція хвойно-широколистяних та широколистяних лісів.

Поліська підпровінція хвойно-широколистяних лісів.

9. Західнополіський округ дубово-соснових, соснових, грабово-дубових лісів, заплавних лук та евтрофних боліт.

10. Верхньоприп'ятський округ соснових, вільхових, ялинових (фрагментарно) лісів, заплавних лук та оліго-, мезо-, евтрофних боліт.

11. Центральнополіський округ грабово-дубових, дубових, дубово-соснових лісів, заплавних лук та евтрофних боліт.

12. Київський правобережний округ грабово-дубових, дубово-соснових лісів, заплавних лук та евтрофних боліт.

13. Лівобережнополіський округ дубово-соснових, дубових, соснових лісів, заплавних лук та евтрофних боліт.

14. Неруссо-Деснянський округ дубово-соснових, соснових, липово-дубових лісів, заплавних лук, мезо- та евтрофних боліт.

Середньоросійська підпровінція листяних лісів.

15. Присеймський округ липово-дубових, кленово-липово-дубових та дубових лісів, лук та евтрофних боліт.

Євразійська степова область.

Лісостепова підобласть.

Паннонська провінція геліофільних та неморальних лісів, остепнених лук та лучних степів.

16. Закарпатський округ скельнодубових та звичайнодубових лісів та остепнених лук.

Східноєвропейська лісостепова провінція дубових лісів, остепнених лук та лучних степів.

Українська лісостепова підпровінція.

17. Бесарабський округ дубових та букових лісів, остепнених лук та лучних степів.

18. Центральноподільський округ грабово-дубових та дубових лісів та суходільних лук.

19. Північноподільський округ грабово-дубових, дубових лісів, остепнених лук та лучних степів.

20. Північний Правобережнопридніпровський округ грабово-дубових, дубових лісів, остепнених лук та лучних степів.

21. Центральний Правобережнопридніпровський округ грабово-дубових, дубових лісів та лучних степів.

22. Лівобережнодніпровський округ липово-дубових, грабово-дубових, соснових (на терасах) лісів, лук, галофітної та болотної рослинності.

23. Північний лівобережний округ липово-дубових лісів та остепнених лук.

24. Полтавський округ липово-дубових, соснових, дубово-соснових лісів, остепнених лук, лучних степів та евтрофних боліт.

25. Південнокодринський округ пухнасто- та звичайнодубових лісів і різнотравно-злакових степів.

26. Південноподільський округ дубових лісів і лучних степів.

27. Південний Правобережнопридніпровський округ дубових лісів і лучних степів.

Середньоруська лісостепова під провінція.

28. Сумський округ кленово-липово-дубових, дубових лісів та лучних степів.

29. Харківський округ дубових, липово-дубових лісів і лучних степів.

Понтична степова провінція.

Чорноморсько-Азовська степова підпровінція.

30. Дністровсько-Бузький округ різнотравно-злакових степів та байрачних лісів.

31. Бузько-Дніпровський (Криворізький) округ різнотравно-злакових степів, байрачних лісів і рослинності гранітних відслонень.

32. Самарський лівобережний округ різнотравно-злакових степів, байрачних лісів та засолених лук.

33. Донецький лісостеповий округ дубових лісів, лучних і різнотравно-злакових та петрофітних степів.

34. Саратський округ різнотравно-злакових степів.

35. Дунай-Дністровський округ злакових і полиново-злакових степів та плавнів.

36. Одеський округ злакових і полиново-злакових степів, засолених лук, солончаків тарослинності карбонатних відслонень.

37. Бузько-Інгульський округ злакових степів, подових лук і рослинності вапнякових відслонень.

38. Нижньодніпровський округ піщаних степів, пісків та плавнів.

39. Дніпровсько-Азовський округ злакових і полиново-злакових степів та подових лук.

40. Приазовський округ різнотравно-злакових степів та рослинності гранітних відслонень.

41. Присиваський округ полиново-злакових степів, солонців і солончаків.

42. Центральнокримський округ різнотравно-злакових та злакових степів.

43. Керченсько-Таманський округ різнотравно-злакових і злакових степів, солончаків та рослинності карбонатних відслонень.

Середньодонська степова підпровінція

44. Сіверськодонецький округ різнотравно-злакових степів, байрачних дубових лісів та рослинності крейдяних відслонень (томілярів).

Середземноморська область склерофільних лісів, маквісу, шибляку фриган та томілярів.

Евксинська провінція геміксерофільних лісів, гірських степів, фриган і томілярів.

Кримсько-Новоросійська підпровінція геміксерофільних та неморальних лісів, гірських степів і томілярів.

45. Гірськокримський округ хвойних і широколистяних неморальних та геміксерофільних лісів, степів і томілярів.

Згідно з синтаксономічним продромусом рослинності Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський», розробленому С.М. Панченком (2013), для його території характерні лісові фітоценози.

Вони представлені такими синтаксонами (до рівня союзу):

Клас *Alneta glutinosae* Br.-Bl. ex R.Tx. 1943

Порядок *Alnetalia glutinosae* R.Tx. 1937

Союз *Alnion glutinosae* Malkuit 1929

Клас *Quercus-Fagetalia* Br.-Bl. et Vieger 1937

Порядок *Fagetalia sylvaticae* Pawłowski 1928

Союз *Quercus roboris-Tilion cordatae* Sol. et Laiv. 1993

Союз *Alnion incanae* Pawłowski 1928

Клас *Quercetalia pubescenti-petreae* Jakucs 1960

Порядок *Quercetalia pubescenti-petreae* Klika 1933

Союз *Quercion petraeae* Zal. et Jakucs ex Jakucs 1960

Клас *Quercetalia roboris-petreae* Br.-Bl. ex R.Tx. 1943

Порядок *Quercetalia roboris* R.Tx. 1931

Союз *Pino-Quercion* Medw.-Korn. 1959

Клас *Vaccinio-Piceetalia* Br.-Bl. 1939

Порядок *Cladonio-Vaccinietalia* Kielland-Lund 1967

Союз *Dicrano-Pinion* Libbert 1933

Порядок *Vaccinio-Piceetalia* Br.-Bl. 1939

Союз *Melico nutantis-Piceion abietis* Kielland-Lund. 1981

Згідно з даними наших описів у лісових екосистемах Новгород-Сіверського Полісся найбільш поширеними є синтаксони класу *Vaccinio-Piceetalia*. Продромус для цього класу (до рівня асоціацій) наведений на схемі (рис. 2.16). Усього в цьому класі можуть бути виділені 2 порядки, 4 союзи і 11 асоціацій.

Таким чином, лісова рослинність цього регіону має досить високу синтаксономічну різноманітність. Це обумовлює і високу видову різноманітність лісових трав і чагарників.

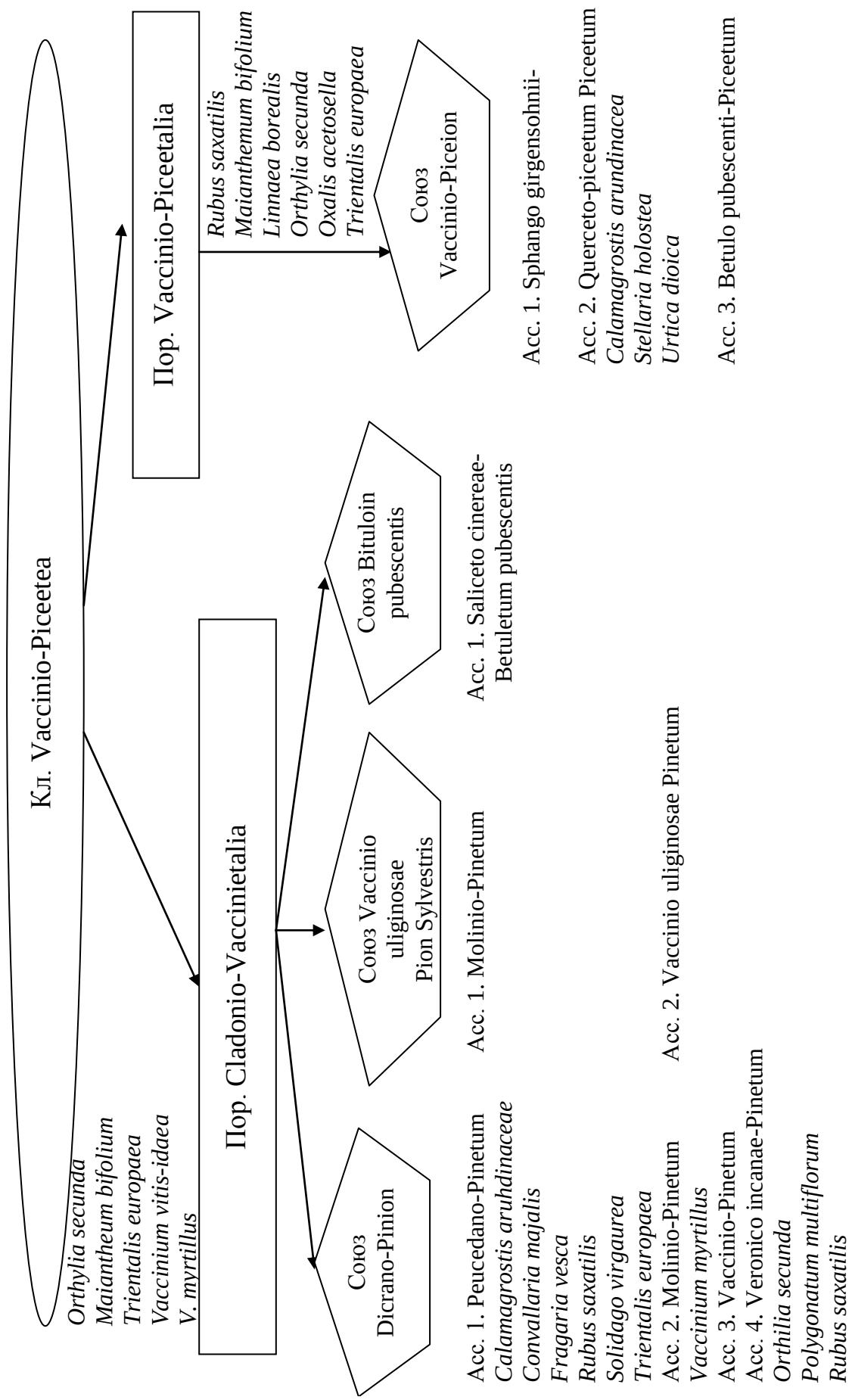


Рис. 2.16. Синтаксони класу Vaccinio-Piceetea

Характерною особливістю лісових екосистем регіону є широка участь у формуванні нижніх ярусів рослинності вегетативно рухливих рослин.

До діагностичних і характерних видів класу *Alneta glutinosae* Br.-Bl. ex R.Tx. 1943, порядку *Alnetalia glutinosae* R.Tx. 1937, союзу *Alnion glutinosae* Malkuit 1929 входять: *Carex elongate* L., *Solanum dulcamara* L.

До діагностичних і характерних видів класу *Querco-Fagetea* Br.-Bl. et Vieger 1937, порядку *Fagetalia sylvaticae* Pawłowski 1928, союз *Querco roboris-Tilion cordatae* Sol. et Laiv. 1993, представленого кількома асоціаціями і субасоціаціями, входять *Asarum europaeum* L., *Aegopodium podagraria* L., *Carex pilosa* Scop., *Convallaria majalis* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Stellaria holostea* L.

Клас *Quercetea pubescenti-petreae* Jakucs 1960, порядок *Quercetalia pubescenti-petreae* Klika 1933, союз *Quercion petraeae* Zal. et Jakucs ex Jakucs 1960 в регіоні представлений в основному однією асоціацією *Lathyro nigri* – *Quercetum roboris*. Для цього синтаксону в нижньому ярусі характерна наявність таких вегетативно рухливих рослин: *Betonica officinalis* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Convallaria majalis* L., *Melica nutans* L.

Клас *Quercetea robori-petreae* Br.-Bl. ex R.Tx. 1943, порядок *Quercetalia roboris* R.Tx. 1931, союз *Pino-Quercion* Medw.-Korn. 1959 в районі проведення досліджень містить в основному одну асоціацію *Querco-Pinetum*, представлену різними субасоціаціями. У фітоценозах цих синтаксонів як константні й діагностичні види входять вегетативно рухливі рослини: *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Trientalis europaea* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Melica nutans* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Paris quadrifolia* L., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Fragaria vesca* L.

Клас *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. 1939 (хвойні ліси), порядок *Cladonio-Vaccinietalia* Kielland-Lund 1967, союз *Dicrano-Pinion* Libbert 1933 і порядок *Vaccinio-Piceetalia* Br.-Bl. 1939, в який входить союз *Melico nutantis-Piceion abietis* Onysh. 2005, представлені низкою асоціації. В усіх із них у видовому складі трав'яно-чагарничкового ярусу вегетативно рухливі рослини трапляються часто й у великій кількості. Є найбільш характерними й входять до складу ключових і діагностичних: *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis epigeios*, *Rubus saxatilis* L., *Fragaria vesca*, *Polygonatum odoratum* (mill.) Druce, *Convallaria majalis*, *Orthilia secunda*, *Vaccinium vitis-idaea*.

Лісові екосистеми північного сходу України упродовж тривалого часу знаходилися в активній господарській експлуатації. Нині частина цих лісів набула охоронного статусу, у частині – обсяг рубок різко знижено. Тому для більшої частини лісів характерні відновлювальні сукцесії, у ході яких у нижніх ярусах лісу підвищується частка видів рослин-сильвантів і,

відповідно, збільшується кількість вегетативно рухливих видів рослин. Хід цих сукцесій відповідає їх загальним закономірностям (Маврищев, 2005; Широких, 2012).

Найуразливішою ланкою сучасних сукцесій регіону є дуб. В.А. Немченко (2013) при вивченні дібров Курської області встановив, що сукцесії в них відбуваються здебільшого за «тіньовим» типом, коли формується високозімкнутий деревостан з широколистяних порід. Це утворює велике затінення в нижніх ярусах, структура яких значно спрощується. Дуб у таких лісових екосистемах витісняється іншими широколистяними породами. Унаслідок цього зональні діброви заміщуються іншими видами широколистяних лісів. Подібні процеси характерні й для північного сходу України.

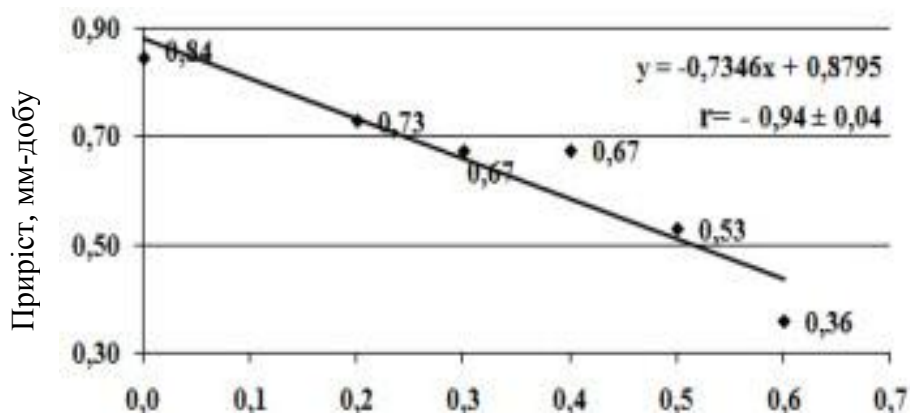
Важливим чинником трансформації лісових екосистем України є господарська діяльність. М.І. Сорока (2012) у зв'язку з цим навіть використовує два важливі поняття: «пінетизація» як процес заміни вирубуваних широколистяних лісів насадженнями сосни і «монотипізація» як процес перетворення мішаних деревостанів у деревостани, що складаються з одного виду деревної породи завдяки вибірковим рубкам.

2.6. 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 (Злобин, 1960; Хатмуллин, 2009; Нечаева, 2010; Харченко, 2012; Складар, 2012 і 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. 2.17).

Відновлення сосни під покривом соснових лісів відрізняється певними особливостями. За даними Р.З. Хатмуліна та ін. (2009) 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 широкотравно-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 пригніблюється трав'янистими рослинами.



Проективне покриття лісових трав

Рис. 2.17. Інтенсивність росту трирічних сіянців ялини (за Нечаєвою і Бабич, 2010)

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 (2012) доведено, що в *Acer platanoides* ценотичному оптимуму відповідають місцезростанням 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 невисокою великою 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. Шаньгиної (2011), найбільша кількість життєздатного підросту ялини засвідчується в трав'яно-чагарничковому ярусі при переважному зростанні чорниці (*Vaccinium myrtillus*) і кислиці звичайної (*Oxalis acetosella* L.), 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 ясеню (Антонець, 1997).

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 XX століття і не втратила свого значення і в наш час (Панченко та ін., 2003; Шеляг-Сосонко та ін., 2005). Основні напрями її вирішення пов'язані з розвитком екологічної мережі України і правильним використанням усіх видів лісових ресурсів.

РОЗДІЛ 3

ЛІСОВІ ТРАВИ І ЧАГАРНИЧКИ ЯК ЧИННИК СТІЙКОСТІ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ

3.1. Видова і біоморфологічна різноманітність рослин нижніх ярусів лісових фітоценозів

Кількість видів рослин у трав'яно-чагарничковому ярусі лісових екосистем значною мірою варіює залежно від типу синтаксону і ґрунтово-кліматичних умов. У 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.

Існують різні класифікації життєвих форм вегетативно-рухомих рослин. Т.І. Серебрякова (1981) запропонувала поділити наземно-повзучі трави на три основні групи, що відрізняються спеціалізацією просторових пагонів: рослини «повзуть усім тілом» (*Lysimachia nummularia*), «плетеподібні» (*Rubus saxatilis*) і «надземно-столонні» (*Fragaria*).

А.Г. Амінова і П.Ю. Жмільова (2007) розробили більш диференційовану систему такої класифікації. Вона має такий вигляд:

А. Наземно-повзучі рослини з однотипними ізотропними пагонами.

1. Рослини «повзуть усім «тілом», маючи багаторічні подовжені плагіотропні пагони.

2. Вилягаючі рослини. Характеризуються розвитком лише багаторічних подовжених ортотропних пагонів, стебла яких несуть листя і укорінюються в основі.

Б. Наземно-повзучі рослини з однотипними анізотропними пагонами.

1. «Столоноповзучі рослини». Ця форма росту характеризується розвитком лише багаторічних анізотропних генеративних пагонів, у процесі розвитку яких формується дві ділянки: спочатку подовжена (плагіотропна), потім укорочена (ортотропна).

В. Наземно-повзучі рослини з різнотипними пагонами.

1. «Столоноутворювальні рослини». Такі рослини мають пагони двох типів – багаторічні ортотропні і однорічні плагіотропні. Ортотропні пагони укорочені, вегетативні, а плагіотропні (столони) – подовжені, вегетативно-генеративні, такі, що укорінюються у вузлах.

2. «Плетеутворювальні рослини». Відрізняються розвитком двох типів ортотропних пагонів – багаторічних генеративних і однорічних вегетативних (батого). Генеративні пагони безрозеткові. Вегетативні

пагони видовжені, ростуть апогеотропно, але незабаром дугоподібно згинаються і, торкаючись ґрунту, укорінюються.

На підставі особистих геоботанічних описів у лісах Новгород-Сіверського Полісся і літературних даних (Панченко, 2013) як модельні види групи вегетативно-рухливих рослин нижніх ярусів лісових екосистем (як характерні і найбільш поширені для основних фітоценозів, так і не типові для лісів регіону) вибрано такі (32 види):

1. *Actaea spicata* L.
2. *Aegopodium podagraria* L.
3. *Ajuga reptans* L.
4. *Asarum europaeum* L.
5. *Betonica officinalis* L.
6. *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth
7. *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth
8. *Calluna vulgaris* (L.) Hull.
9. *Carex pilosa* Scop.
10. *Convallaria majalis* L.
11. *Equisetum sylvaticum* L.
12. *Fragaria vesca* L.
13. *Galeobdolon luteum* Huds.
14. *Geranium sylvaticum* L.
15. *Glechoma hederacea* L.
16. *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. (= *Orobus vernus* L.)
17. *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt
18. *Melica nutans* L.
19. *Mercurialis perennis* L.
20. *Orthilia secunda* (L.) House (= *Pyrola secunda* L.)
21. *Oxalis acetosella* L.
22. *Paris quadrifolia* L.
23. *Polygonatum multiflorum* (L.) All.
24. *Pulmonaria obscura* Dumort.
25. *Rubus saxatilis* L.
26. *Solidago virgaurea* L. (= *S. vulgaris* L.)
27. *Stachys sylvatica* L.
28. *Stellaria holostea* L.
29. *Trientalis europaea* L.
30. *Urtica dioica* L.
31. *Vaccinium vitis-idaea* L.
32. *Vaccinium myrtillus* L.

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

3.2. Основні біологічні і еколого-фітоценотичні особливості лісових трав і чагарників

***Actaea spicata* L.** Багаторічна трав'яниста рослина, висотою 30–60 см, з коротким, але потужним вузлуватим і багатоголовим кореневищем (див. кольорову вкладку, фото 1).

Стебло прямостояче, розгалужене, гладке або злегка опушене, з бурими лусочками в підстави. Листя чергове, двічі трійчасте, черешкове, зубчате по краях. Листочки яйцеподібні або широкоовальні чи навіть майже серцеподібні з круглими асиметричними краєвими зубцями. Кінцеві долі коротко загострені. По жилках листочки неухважно опушені війчастими волосками (або ж абсолютно гладкі) (Екофлора, 2004).

Квітки дрібні, на коротких квітконіжках, зібрані по одному-два в короткі овальні гроноподібні суцвіття, на довгих квітконосах, двостатеві, правильні, 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 (Екофлора, 2004).

Поширений у Лісостепу та Поліссі України, у Карпатах.

***Aegopodium podagraria* L.** Багаторічна трав'яниста кореневищна рослина з повзучим кореневищем, висотою до 1 м (див. кольорову вкладку, фото 2). Кореневище горизонтальне, повзуче (Любарский, 1967).

Стебло пряме, порожнисте. Нижнє листя двічі трійчасте, листочки довгасто-яйцеподібні до 8 см завдовжки, по краю гостропилкові; верхнє листя на коротких черешках, дрібне і менш розітнуте. Листя згори майже голе, знизу опушене. На листі є отвори, через які виділяються крапельки води. Жилкування пірчасте (Горишина, 1975).

Квітки дрібні, білі. Тичинок п'ять, маточка одна. Суцвіття – складний зонтик з 20–30 променями, зонтики (10–15 мм у діаметрі) з 15–20 квіток.

Плід – довгаста сплюснута коричнева двосім'янка, завдовжки 3–4 мм. Один генеративний пагін дає від 2000 до 35 000 плодів (Смирнова, 1987).

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, щєбнистих, глинистих ґрунтах.

Поширена в Україні, у Криму – дуже рідко в горах.

***Ajuga reptans* L.** Багаторічна трав'яниста рослина, висотою до 40 см (див. кольорову вкладку, фото 3), із сланкими пагонами, що укорінюються. Кореневище коротке.

Стебло прямостояче. Листя м'яке, лопатчате (овальне), з хвилястими виїмчастими і коротко-зубчастими краями; коротко опушені або з двох боків, або лише згори. Прикореневе листя довгочерешкове, городчасте, зібране в зимуючі розетки заввишки до 8 см, з яких розміщені довгі повзучі пагони (вуса), що укорінюються. Квітконосні стебла заввишки до 35 см.

Квітки блакитні, сині, іноді білі або рожеві. Квітки двогубі, знаходяться в пазухах листя, зібрані в мутовках по 6–8 штук. Суцвіття колосоподібні.

Плід – округлий ясно-бурий багатогорішок, що розпадається на чотири горішкоподібні частини близько 2,5 мм завдовжки.

Цвіте в травні-червні.

Росте в лісових районах, мішаних і листяних лісах, на луках, галявинах, вирубках, серед чагарників.

Поширена в усіх областях України – від Карпат до гірського Криму.

***Asarum europaeum* L.** Багаторічна трав'яниста рослина з повзучим кореневищем, висотою 5–10 см (див. кольорову вкладку, фото 4). Швидкість вегетативного розростання особин *Asarum europaeum* L. становить 2–5 см на рік (Смирнова, 1974).

Стебло повзуче, пухнасте, коротке, звичайно з двома, рідше з трьома прикореневими довгочерешковими листками. Листя округле, ниркоподібне.

Квітки одиночні, на короткій пониклій ніжці, оцвітина ззовні бурувата, усередині – темно-червона, бура, з трьома яйцеподібними, усередині загнутими, загостреними частками; тичинок дванадцять. Оцвітина дрібна, дзвоникоподібна, трироздільна, проста, містить 12 тичинок.

Плід – шестигніздова 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 (Екофлора, 2004).

Поширений майже по всій території України.

***Betonica officinalis* L.** Багаторічна трав'яниста, полікарпічна, літньозелена, тривало вегетуюча рослина, висотою 30–60(100) см (див. кольорову вкладку, фото 5). Кореневище коротке, вертикальне.

Стебло прямостояче, просте, більш-менш шерстисте від довгих жорстких волосків. Листя супротивне, черешкове, довгасто-яйцеподібне, тупе, городчасте, при основі серцеподібне.

Квітки великі, неправильні, двостатеві, сидячі в пазухах верхніх листків багатоквітковими напівмутовками, зібраними на кінці стебла довгастим, у нижній частині часто переривчастим, колосоподібним суцвіттям; приквітки яйцеподібні, гострі, війчаті, майже рівної довжини з чашечками.

Плід сухий, складається з чотирьох довгастих, тригранних, зовні опуклих, гладеньких бурих односім'яних горішків.

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.

Поширена майже по всій Україні.

Calamagrostis arundinacea (L.) Roth. Багаторічний рихлодерновий злак, висотою до 1–1,5 м (див. кольорову вкладку, фото 6). Рослина зимовозелена. У ювенільних особин стрижнева коренева система, яка пізніше змінюється на типову для злаків мичкувату. Кореневища короткі, що галузяться, екстравагантні. Можна віднести до вегетативно малорухомих рослин. Пагони моноциклічні або озимі.

Стебла в числі кількох, прямі, утворюють негусті дерновини. Листя 4–7 мм завширшки, жорсткувате, шорстке або вгорі з рідкими, довгими волосками.

Квітки: волоті до 25 см довжини, прямі, до обох кінців звужені, під час цвітіння помірно розкидисті, відцвілі – стислі. Колоски 4–6 мм довжини, довгасто-ланцетні, зелені або рожевуваті. Суцвіття – пухка волоть, довжиною 10–20 см, з шорсткими гілочками.

Цвіте в червні, плодоносить у липні.

Росте в дрібнолистих і світлохвойних лісах. Віддає перевагу легким ґрунтам.

Поширений у Карпатах.

Calamagrostis epigeios (L.) Roth. Багаторічна трав'яниста рослина, висотою 80–150 см, з довгим повзучим кореневищем (див. кольорову вкладку, фото 7).

Стебло прямостояче, у верхній частині шорстке, порожнисте. Листки чергові, блакитно- або сірувато-зелені, більш-менш шорсткі. Пластинка листка лінійна або широколінійна (3–10 мм завширшки), плеската або складена вздовж. Піхви довгі, слабшорсткі, рідше волосисті, обволікають стебло. На місці переходу пластинки листка у піхву розміщений плівчастий, довгастий язичок до 9 мм завдовжки.

Квітки дрібні, непоказні, зібрані у великі суцвіття – волоть завдовжки до 30 см. Зав'язь верхня з двома перистими приймочками. Нижня квіткова луска має прямий тонкий остюк, що звичайно відходить від середини її спинки. При основі нижньої квіткової луски є численні волоски, які майже вдвічі довші за луски.

Плід – довгаста зернівка, світло-коричнева, часто напівпрозора, знизу по жилці злегка опукла або майже рівна. Відпадає разом із квітковими лусками.

Цвіте в червні-серпні, плоди дозрівають у серпні-вересні.

Росте у хвойних, листяних лісах і для лук. Виносить засолення, краще розвивається на добре дренованих ґрунтах, зустрічається на заболочених лугах.

Поширений по всій Україні.

Calluna vulgaris (L.) Hull. Багаторічний вічнозелений розгалужений чагарничок, висотою 20–80 см (див. кольорову вкладку, фото 8). Коренева система стрижньова. Кореневих волосків немає.

Стебло тонке, розпростерте, легко вкорінюється, з прямостоячими густими (голими або трохи пухнастими) гілочками. Листки супротивні, дрібні, сидячі, довгасті, розташовані тісно, подібно до черепиці.

Квітки дрібні, бузково-рожеві, численні, на коротких квітконіжках, зібрані в одnobокі прямі китиці завдовжки 12–18 см. Досить рідко трапляються рослини з лише білими квітками, так звані альбіноси. Чашка чотирьохроздільна, пелюстки віночка коротше чашки, рожеві. Тичинок вісім. Запилюється комахами. Суцвіття щільна одnobока кисть, завдовжки до 15 см.

Плоди коробочки. Насіння дрібне. Одна рослина може давати більше 100 000 шт. насіння. Проростання насіння надземне, на поверхню виносяться сім'ядолі.

Цвіте в липні – вересні.

Росте на кислих і бідних ґрунтах, піщаних пустках, у сосняках, на околицях лісових боліт.

Поширений на Поліссі і в Лісостепу.

Carex pilosa Scop. Багаторічна трав'яниста рослина, висотою 40-50 см, з довгими, підземними повзучими кореневищами (див. кольорову вкладку, фото 9). 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) (Смирнова, 1987).

Стебла тригранні, гладкі. Листя м'яке, знизу більш бліде, 4–10 мм шириною, коротко загострене, рівне стеблу. Листові пластинки з обох боків і по краях зазвичай волосисті. Листя зимуюче.

Плід нерідко з глибокими западинами на гранях. Суцвіття з 3–4 розставлених колосків. Чоловічий колосок 1, верхівковий, прямостоячий, 2–3 см довжини. Жіночі колоски вузькоциліндричні, що іноді поникнуті, 2–4 см довжини і 4–5 мм ширини на довгих (до 10 см) ніжках з 15-20 квітками.

Цвіте навесні. Плодоносить у квітні-травні.

Росте в листяних (часто широколистяних) і мішаних лісах. Надає перевагу глинистим, суглинним або супіщаним, сірим лісовим або багатим дерново-підзолистим або чорноземним ґрунтам.

Поширена в лісах Лісостепу, зрідка Полісся, Північного Степу та передгір'їв Карпат.

***Convallaria majalis* L.** Багаторічна трав'яниста рослина, висотою 10–34 см, з довгим розгалуженим, повзучим кореневищем і пучками коренів (див. кольорову вкладку, фото 10).

Квітконосне стебло голе, прямостояче, безлисте, оточене при основі трьома-шістьма бурими піхвами. Листки прикореневі, звичайно їх два, зрідка один або три, довгасто-овальні або еліптичні, великі (10–16 см завдовжки, 4–6 см завширшки). Основа листка клиноподібна, у зовнішнього листка вона переходить у довгу піхву, яка обволікає стебло і черешок внутрішнього листка (Любарский, 1967).

Квітки зібрані на верхівці стебла в однобічну 6-10-квіткову китицю. Квітконіжки при основі з коротким плівчастим приквітком. Квітки правильні, з простою округло-дзвоникоподібною, білою, шести зубчастою оцвітиною (до 10 мм у діаметрі). Тичинок шість, маточка одна, стовпчик один, зав'язь верхня.

Плід – малонасінна червона ягода 6–8 мм в поперечнику, що містить одну або дві майже кулясті насінини. Суцвіття – одностороння, рідкісна грона, що складається з 6–20 квіток.

Цвіте в травні, плоди дозрівають у серпні-вересні.

Росте в листяних і соснових, а також мішаних лісах, на узліссях і галявинах. Особливо добре розвивається в заплавах дібров, на багатому нейтральному ґрунті при доброму зволоженні.

Поширена майже по всій Україні, крім півдня степу і високогір'я Карпат.

***Equisetum sylvaticum* L.** Багаторічний трав'янистий полікарпик висотою 20–60 см (див. кольорову вкладку, фото 11). Кореневище тонке, чорно-буре, гіллясте. Спороносні й безплідні пагони розвиваються одночасно, навесні, але різко відрізняються один від одного.

Стебло прямостояче, округле, тонке, членисте, з порожниною усередині, зовні борознисте. Спочатку світле, потім швидко зеленіє. Бічні гілочки завдовжки до 12 см, численні, без порожнин, мають до п'яти граней і трьох розгалужень, іноді пониклі. Спороносні стебла з'являються майже одночасно з безплідними і спочатку різко відрізняються від них.

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.

Поширений на території України переважно на Поліссі, рідше в Лісостепу.

Fragaria vesca L. Багаторічна трав'яниста рослина, висотою 5–20 см, сланким товстим кореневищем (див. кольорову вкладку, фото 12). Від кореневища відходять тонкі мочкуваті додаткові корені і довгі ниткоподібні пагони, так звані «вуса», які укорінюються у вузлах. У місцях вкорінення вусів розвиваються розетки довгочерешкового прикореневого листя і виходять квітконосні стебла.

Стебла двох видів: одні лежачі, тонкі, укорінюються (вуса), інші квітучі, прямостоячі. Листя трійчасті, прикореневі, на довгих черешках, з трьома сидячими овально-ромбічними крупнозубчатыми листочками, зверху темно-зеленими, майже голими або притиснуто-волосистими, знизу сизувато-зеленими.

Квіти великі, діаметром до 2 см, віночок має п'ять білих пелюсток, з п'ятилистою чашечкою, п'ятичленим віночком і численними тичинками. Тичинок і маточок багато, вони знаходяться на опуклому квітколоже. Квітки сидять на довгих притиснутих волосистих квітконіжках. Суцвіття 3–7-квіткове.

Плід – помилкова ягода яскраво червоного кольору, запашна, яйцеподібна, овально-конічна або майже округла.

Цвіте з травня по липень. Плоди дозрівають у червні-липні.

Росте в лісах, серед чагарників, на лісових галявинах і полянах, по сухих трав'янистим схилах, вирубках, горах. Віддає перевагу підсушеним, слабокислим, багатим, гумусним ґрунтам.

Поширена на Поліссі, в Лісостепу, Карпатах.

Galeobdolon luteum Huds. Трав'янистий багаторічник висотою 30–60 см із сланкими вегетативними пагонами (див. кольорову вкладку, фото 13), що укорінюються.

Стебло висхідне, просте, зрідка розгалужене, біля основи червонувате. Листки прості, цілісні, супротивні, черешкові, яйцеподібні, подвійно-зубчасті із сріблястими білими плямами, згори голе.

Квітки зібрані по шість у мутовки в пазухах верхнього листя. Віночок двогубий, жовтий. Верхня губа довговійчаста, лопаті нижньої губи яйцеподібні, середня лопать більша за бічні.

Плід роздрібний, складається з чотирьох тригранних темних горішків. Насіння поширюється мурашками. У природних умовах основна маса насіння проростає навесні, через 10–11 місяців після дозрівання.

Цвіте у травні-червні.

Росте у хвойно-широколистяних і південнотайгових ялицево-ялинових лісах з дібровними елементами, на дерново-підзолистих ґрунтах різної міри опідзоленості, з помірно-кислою реакцією, у вологих лісах, серед кущів.

Поширений майже по всій території України, крім Степової зони.

***Geranium sylvaticum* L.** Багаторічна трав'яниста рослина висотою 30–80 см. Має вертикальне або косе, вгорі потовщене кореневище (див. кольорову вкладку, фото 14).

Стебло пряме, вгорі розгалужене, вкрите залозисто-волосистим опушенням. Листки семироздільні, з ромбічними, надрізано-зубчастими частками.

Квітки зазвичай бузкові, інколи пурпурні чи рожеві, рідко білі з бузковими прожилками – альбіноси, великі, зібрані по два в рихлі суцвіття. Рослини можуть бути з двостатевими або одностатевими квітками.

Плід сухий, розпадається на п'ять однонасінних часток, за формою нагадує дзьоб птаха.

Цвіте в червні-липні. Плоди дозрівають у липні-вересні.

Росте в лісах, серед чагарників, на луках.

Поширена в лісових районах і зрідка на півночі Лісостепу України.

***Glechoma hederacea* L.** Багаторічна рослина, висотою 20–50 см, з повзучим голим або з короткими волосками, який легко вкорінюється в вузлах (див. кольорову вкладку, фото 15). Корені неглибоко розташовані.

Стебло лежаче, укорінене, з висхідними чотиригранними голими в нижній частині й розсіяне опушеними короткими волосками вгорі, квітконосними гілочками до 40 см заввишки. Листки супротивні, черешкові, з ниркоподібною, серцеподібно-трикутною пластинкою, майже голі або опушені короткими волосками.

Квітки неправильні, різнорідні, у пазушних 1–3 квіткових дихазіях. Чашечка трубчаста, невиразнодвогуба, з п'ятьма трикутно-ланцетними гострими на кінцях зубцями, коротшими за трубочку. Віночок синьо-фіолетовий, двогубий, зовні короткопухнатий.

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 (Смирнова, 1987).

Поширена по всій території України.

***Lathyrus vernus* (L.) Bernh. (*Orob. vernus* L.)** Трав'яниста багаторічна рослина (див. кольорову вкладку, фото 16) висотою 25–50 см. Кореневище товсте, гіллясте, без пагонів, з численними тонкими чорними коренями.

Стебла прямостоячі, гіллясті, гранясті. Прилистки великі, яйцеподібно-ланцетні, 15–20 мм завдовжки, 5–8 мм завширшки. Черешки жолобчасті, довші за прилистки. Листя складається з 2–4 пар яйцеподібних

або широкоовального листочків, 3,5–8 см завдовжки, 5–8 мм завширшки, довго загострених, знизу сіро-зелених.

Квітки досить великі, 15–20 мм завдовжки, пониклі, пурпурові, при висушуванні синіють. Чашечка широкозонтикова. Зубці чашечки загострені, трикутно-ланцетні; нижній, найдовший, за довжиною трохи коротший від трубки; верхні сходяться один з одним – набагато коротші трубки. Суцвіття – китиця з 3–8 квітками.

Плоди боби, довгасто-лінійні, стислі з боків, звужені до основи і до кінця, 4–5 см завдовжки і 4–5 мм завширшки, 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.

Поширена для лісових і лісостепових районів України.

***Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt.** Багаторічна довгокоренева трав'яниста рослина висотою 12–25 см (див. кольорову вкладку, фото 17). Кореневище тонке, повзуче, часто дає підземні пагони. Кореневища не галузяться. Додаткові корені, розвинені на кореневищі, залягають неглибоко – у підстилі.

Стебла прямостоячі. Кількість листків 2–3, короткочерешкові, серцеподібно-яйцеподібної форми, до 10 см завдовжки, на нижньому боці по жилках дрібноволосяні.

Квітки зібрані в гроноподібне суцвіття на верхівці рослини. Приквітники дрібні, долі оцвітини білого кольору. У суцвітті 4–23 квітки.

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 багатства ґрунтів мало вимогливий.

Поширена в Карпатах, на Поліссі, у північній частині Лісостепу України.

***Melica nutans* L.** Багаторічна рослина висотою 20–60 см (див. кольорову вкладку, фото 18). Кореневище горизонтальне, довге, тонке, повзуче, розгалужене, іноді утворює крихкі дерновинки.

Стебла прямі, під суцвіттям ширшаві. Листя тонке, 2–5 мм шириною, зелене або темно-зелене, згори коротко опушене або голе, знизу голе або з шипиками по жилках, тонкоробристе.

Суцвіття – однобоке гроно, малоколоскове, на верхівці поникле. Колосок зазвичай з двома плодовими квітками і світлим придатком з недорозвинених квіток між ними. Колоскові луски червонувато-фіолетові, білоплівчасті по краю. Нижні квіткові луски у нижніх квіток 6–7,5 мм

завдовжки, з виступаючими жилками, по всій поверхні з тонкими шипиками і короткими щетинами.

Цвіте з травня по червень. Плоди поширюються мурахами.

Росте в тінистих місцях, переважно в соснових і листяних лісах.

Поширений на території України в Поліссі та Лісостепу, у Степу зрідка.

***Mercurialis perennis* L.** Багаторічна дводомна трав'яниста рослина, висотою 20–30 см, з довгим повзучим кореневищем (див. кольорову вкладку, фото 19). Швидкість вегетативного розростання 15–30 см/рік.

Стебло висотою 20–30 см, просте, пряме, не галузиться, знизу безлисте. Листя короткозагострене, довгасто-яйцеподібне або еліптично-ланцетне, завдовжки 3–10 см, на довгих (близько 4 см) черешках. Розташовані в основному у верхній частині стебла.

Квітки дрібні, непоказні. Жіночі квітки розташовані на довгих квітконосах, чоловічі – у клубочках, зібраних у довгі розріджені пазушні колоси.

Плід – куляста двостулкова коробочка. Вихід насіння до 50 шт. на одну генеративний пагін.

Цвіте у квітні-травні.

Росте переважно в широколистяних та змішаних лісах, на багатих і добре зволжених ґрунтах.

Поширена майже по всій Україні.

***Orthilia secunda* (L.) House (*Pyrola secunda* L.).** Багаторічна зимово-зелена трав'яна рослина або напівчагарничок висотою до 20 см (див. кольорову вкладку, фото 20). Кореневища повзучі, довгі, гіллясті, дають надземні багаторічні стебла. Коренева система розташовується, як правило, не глибше 5–8 см.

Стебла в нижній частині світло-зелені шкірясті, довгасто-яйцеподібне листя довжиною до 5 см, шириною до 3, утворює розетку, у верхній частині ростуть дрібні темно-зелені або навіть бурі лускоподібні листочки менше сантиметра в довжину. Листя ясно-зелене, довгасто-яйцеподібне. Кожен лист живе до чотирьох років.

Квітки білі, зібрані в кисть. Суцвіття – однобоке поникле гроно, з 8–18 квіток. Квітки відхилені, на коротких ніжках, дзвоникоподібні, із зеленувато-білими пелюстками. Квітки не пахнуть, але з нектаром.

Плід – коробочка, розкривається від низу догори. На квітконосі в середньому 11 коробочок, у кожній від 150 до 500 насінин.

Цвіте в червні-липні. Насіння дозріває в серпні.

Росте зазвичай у хвойних і змішаних лісах, зрідка зустрічається в мілколистих 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.

Поширена в Карпатах, Прикарпатті, Поліссі, рідко в Лісостепу.

***Oxalis acetosella* L.** Зимозелена, приземкувата трав'яниста багаторічна рослина, досягає висоти 5–12 см (див. кольорову вкладку, фото 21). Кореневище тонке, повзуче. Формує клони, але вони рихлі і нестійкі.

Надземне стебло нерозвинуте, на кінцях кореневища розвиваються безлисті квітконосні пагони (стрілки) і пучки довгочерешкових трійчастих листків. Листя довгочерешкове, трійчасте, м'яке. Листочки оберненосерцеподібні, суцільнокрайні. Перед настанням ночі або негоди листочки складаються і поникають.

Квітки поодинокі, на довгих квітконіжках, білі з рожево-фіолетовими жилками і жовтою плямою в основі. Квітки мономорфні, але разом з відкритими (хазмогамними) квітками є закриті (клейстогамні) квітки.

Плід – п'ятигніздова локулицидна коробочка, яка розкривається шляхом розриву гнізд. Насіння після дозрівання викидається з коробочки на велику відстань.

Цвіте в травні.

Росте у хвойному і тінистому листяному лісах, на свіжих глинистих закислених ґрунтах, середньобогатих, гумусних, рихлих, дрібних, в основному у хвойних лісах.

Поширена на території України в лісових районах та на заході лісостепової зони.

***Paris quadrifolia* L.** Багаторічна літньозелена рослина висотою 10–40 см (див. кольорову вкладку, фото 22). Кореневище горизонтальне, довге.

Стебло прямостояче, без опушування (як і всі частини рослини). Нагорі стебла мутовка з чотирьох (рідше 5–6) майже сидячих листків завдовжки до 10 см кожен. Листя широкоеліптичне, з клиноподібною основою і загостреним кінчиком.

Квітка поодинокі, знаходиться на верхівці стебла, роздільнопелюсткова. Оцвітина проста, дворядна, складається із чотирьох-шести зовнішніх зелених і стількох жовтих внутрішніх листочків. Зовнішні листочки оцвітини (2–4 см завдовжки) ланцетні, внутрішні вужчі й коротші, лінійні, дещо ширші, ніж тичинкові нитки. Тичинок вісім з шилоподібними придатками, які більші від пиляків. Маточка одна, зав'язь верхня з чотирма стовпчиками.

Плід – куляста чотиригнізда ягода, синювато-чорна з сизуватим нальотом ягода (близько 10 мм у діаметрі).

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.

Поширений на Поліссі, в Лісостепу і Карпатах.

Polygonatum multiflorum (L.) All. Багаторічна короткочореневищна трав'яниста рослина висотою 30–60 см (див. кольорову вкладку, фото 23). Приріст чореневища становить всього 2–3 см у рік.

Стебло голе, округле, облистнене, поникле. Листя довгасте або еліптичне, біля основи дещо звужене, голе, з короткими черешками. Листя зберігає зелене забарвлення впродовж усього літа і жовтіє тільки до осені. На зиму пагони відмирають. Наприкінці вегетаційного періоду повністю закладений пагін майбутнього року, включаючи суцвіття і квітки.

Квітки білі, трубчасті, зібрані по 3–5 у пазухах листка. Цвіте в травні. Нектар доступний довгохобітковим комахам. Бджоли часто користуються прокусами оцвітини, залишеними джмелями.

Плід – синьо-чорна ягода. Річна продуктивність генеративної особини становить до 200 насіння.

Цвіте у травні-червні.

Росте в широколистяних лісах, віддає перевагу тінистому середовищу.

Поширена в Карпатах, Поліссі, Лісостепу, зрідка в Степу.

Pulmonaria obscura Dumort. Багаторічна трав'яниста чореневищна рослина, висотою до 30 см (див. кольорову вкладку, фото 24). Чореневища короткі, їх річний приріст за даними О.В. Смирнової (1987), становить до 3,5 см.

Стебло прямостояче, залозисто-опушене, гіллясте. Листя яйцеподібне або довгасте, загострене на верхівці, з цілісним або злегка городчастим краєм. Стеблове листя відрізняється від прикореневого: перші сидячі, невеликі, майже без волосків; другі – істотного більшого розміру (від 5 до 20 см).

Квітки зібрані в рихлі верхівкові завійки. Молоді квітки забарвлені в червоний колір, а старі – у синій. Як пристосування для перехресного запилення характерна диморфна гетеросилія: у різних рослин може бути різна довжина стовпчиків і тичинкових ниток (у одних рослин стовпчики коротші за тичинки, в інших тичинки коротші за стовпчики).

Плоди горішки з м'ясистими передсім'яниками (ариллусами), які приваблюють для мурашок.

Цвіте у квітні-травні.

Росте в листяних, рідко в мішаних лісах, у чагарниках, на узліссях переважно на піщаному ґрунті.

Поширена на Поліссі, у Лісостепу, рідко в Степу і Карпатах.

***Rubus saxatilis* L.** 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 (див. кольорову вкладку, фото 25). Швидкість вегетативного розростання може досягати 1,5–4,0 м на рік.

Стебло пряме з жорсткими волокнами. Листя трійчасте, шорстке, із твердими волосками, на довгих черешках. Прилистки нижніх листків овальні, плівчасті, стеблообгортні, верхніх – ланцетні, вільні.

Квітки білі, невеликі, двостатеві, зібрані на верхівці стебла по 3–10 у щиткоподібні або зонтикоподібні суцвіття.

Плід – порівняно велика збірна кістянка яскраво-червоного або оранжево-червоного кольору, складається зазвичай з чотирьох плодиків, усередині кожного є велика кісточка. Ягоди соковиті, кислуваті, нагадують по смаку гранат.

Цвіте в травні-червні, дозріває в липні-серпні.

Росте у хвойних, мішаних, рідше листяних лісах, на помірно-вологих ґрунтах.

Поширена звичайно в усіх лісових, рідше лісостепових районах, у Степу – лише по долинах великих річок.

***Solidago virgaurea* L. (*S. vulgaris* L.).** Багаторічна трав'яниста рослина, висотою 30–100 см, з коротким дерев'янистим стрижневим кореневищем (див. кольорову вкладку, фото 26).

Стебло прямостояче, голе або короткоопушене, просте, основа стебла і черешки листків часто червонуваті, що зазвичай не галузяться. Листя чергове, яйцеподібне або еліптичне, загострене, з країв пилчасте; прикореневе, нижні стеблові листки звужені в крилатий черешок; середні і верхні – дрібніші, вузькі, сидячі.

Квітки жовті, у дрібних, діаметром 10–15 мм, численних кошиках, зібраних на верхівках стебел у вузьке прямостояче гроноподібне або волотисте суцвіття.

Плоди циліндричні, ребристі, сім'янки 3–4 мм завдовжки. Запилюється бджолами та метеликами. Одна рослина утворює до 11 000 сім'янок.

Цвіте в липні-серпні.

Росте в розріджених лісах, на світлих і сухих місцях, на галявинах, вирубках, у заростях кущів і на узліссях.

Поширений по всій Україні.

***Stachys sylvatica* L.** Багаторічна довгокореневищна трав'яниста рослина висотою до 110 см (див. кольорову вкладку, фото 27).

Стебло чотиригранне, прямостояче, угорі розгалужене. Листки супротивні, прості, черешкові, темно-зелені, іноді зі світлою плямою на верхньому боці, великозарубчасто-пилчасті, загострені, довжиною 10-12

см, шириною 6,5–7,5 см; нижні – яйцеподібні, з серцеподібною основою, верхні – ланцетні, решта – видовженояйцеподібні.

Квітки неправильні, двостатеві, у 4–6-квіткових кільцях, які утворюють довге рідке суцвіття; віночок темно-червоний, з білими плямами на нижній губі. Суцвіття колосоподібне, довге, біля основи колоса розставлені, до верхівки зближені, 6–8-квіткові.

Плоди – горішки, дозрівають у серпні. Першої весни проростає лише 20–30% насіння. Живе насіння, яке залишилося в ґрунті, проростає навесні на третій або частіше на четвертий рік. Проростки з'являються на початку травня.

Цвіте в червні-липні.

Росте у лісах, частіше в листяних, тінистих і лісових ярах.

Поширений в лісах, чагарниках по всій території України.

***Stellaria holostea* L.** Багаторічна трав'яниста рослина, висотою від 10 до 30 см з тонким повзучим гіллястим кореневищем (див. кольорову вкладку, фото 28).

Стебла висхідні, двоякої форми – неплодоносні набагато коротші, усі дуже крихкі, чотиригранні, по гранях шорсткі. Листя супротивне, вузьколанцетне. Листки зимують зеленими і здатні до підсніжного та раннього весняного фотосинтезу, але впродовж снігового періоду відмирають.

Квітки на довгих опушених квітконіжках. Чашолистки яйцеподібно-ланцетні, гострі, гладкі, без добре помітних жилок, довжиною 7–10 мм. Пелюстки білі, удвічі довше від чашечки, до половини двороздільні. Стовпчиків – 3. Суцвіття рихле, вильчатий напівзонтик.

Плід – куляста коробочка, дещо коротша від чашечки, одногніздна, суха.

Цвіте з середини квітня до середини червня.

Росте на гумусних, свіжих вологих і добре провітрюваних лісових ґрунтах, часто зустрічається в листяних, хвойних і хвойно-широколистяних лісах різних типів на досить родючих ґрунтах.

Поширений по всій території України, за винятком південних районів Степу.

***Trientalis europaea* L.** Багаторічна трав'яниста рослина, висотою 5–20 см (див. кольорову вкладку, фото 29). Кореневище дуже тонке, ниткоподібне, з розрідженими бурими лусочками, з численними підземними пагонами з бульбоподібними потовщеннями на кінцях, на яких розвиваються корені, нові кореневища і надземні стебла.

Стебло тонке, пряме, просте або дуже рідке в нижній частині (під мутовкою листя), гіллясте. Листя в нижній частині стебла дрібне. Верхнє листя досить велике, різне за величиною, 2–7 см завдовжки, 1–4 см завширшки, зібране на кінці стебла мутовкою або розеткою по 6–7 листків.

Квітки білі або рожеві, на довгих ніжках. Зазвичай поодинокі, рідше їх дві-три.

Плід – коробочка. Вона одногніздна, багатосім'яна, суха, куляста. Насіння яйцеподібне, дрібне. В одній коробочці дозріває 5–7 (рідко до 17) насінин. Після розкриття коробочки насіння не розсіюється, а залишається на плодоніжці і часто потрапляє на землю вже після повного відмирання рослини. Насіння проростає неодноразово, поодинокі проростки з'являються наступної весни, а масове проростання починається через рік у квітні – на початку травня.

Цвіте в червні.

Росте переважно у хвойних і мішаних лісах.

Поширений на Поліссі, в Карпатах – рідко, у Лісостепу – дуже рідко.

***Urtica dioica* L.** Трав'янистий багаторічний полікарпик висотою 60–200 см (див. кольорову вкладку, фото 30). Кореневища довгі, горизонтальні, розгалужені, з тонким корінням.

Стебло пряме, чотиригранне, вкрите, як і вся рослина, довгими і короткими жалкими волосками. Листки видовжено-яйцеподібні (8–17 см завдовжки, шириною 2–8 см), до верхівки поступово звужені, при основі серцеподібні, крупнопилчасто зубчасті, на стеблі супротивно розміщені, довгочерешкові, з прилистками. На початку вегетації стебло просте, а в другій половині літа зазвичай розвиваються пазушні пагони.

Квітки одностатеві, дрібні, зелені, правильні, зібрані в довгі розгалужені колосисті суцвіття, які виходять із пазух листків. Рослина дводомна.

Суцвіття пазушні, абрактеозні, дихазальні або тирсоїдні, волотисті, одностатеві, з віссю, що галузиться. Анемофілія.

Плід – широкоовальна або яйцеподібна сім'янка жовтувато-сірого кольору. Одна рослина дає до 22 000 насіння.

Цвіте з червня до осені.

Росте у вільшняках, на забур'янених лісових площах, листяних і мішаних лісах. Надає перевагу свіжим і вологим ґрунтам, багатим на нітрати і фосфор.

Поширена по всій території України.

***Vaccinium vitis-idaea* L.** Багаторічний зимово-зелений чагарничок, висотою до 50 см, з горизонтальним кореневищем і гіллястими пагонами, що підводяться, довжиною 15–20 см (див. кольорову вкладку, фото 31).

Стебло прямостояче з округлими короткоопушеними гілочками. Молоді гілки зелені, гостро-ребристі. Листки спіральні розташовані, майже сидячі, суцільні, яйцеподібні, еліптичні або яйцеподібно-еліптичні, по краю дрібно-пилкоподібно-зубчасті, на верхівці загострені, зверху світло-зелені, зісподу блідіші, голі або по жилках розсіяно короткоопушені, тоненькі, на зиму опадають.

Квіти пониклі, зеленувато-білі з рожевим відтінком, розташовані по одному на коротких квітконіжках при основі молодих гілочок в пазухах листя, двостатеві, правильні, зібрані по 10–20 шт. у верхівкові, густі, пониклі грони. Вінчик кубареподібний довжиною 4–7 мм з відгином з 4–5 коротких, відвернутих назовні трикутних зубчиків.

Плід – ягода, соковита, куляста, діаметром близько 6–13 мм, чорна з синювато-сизим нальотом, усередині темно-пурпурова, з барвним соком; численне насіння довжиною близько 1,2 мм має форму півмісяця.

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.

Поширена на Поліссі і в Карпатах, де росте на полонинах, доходючи місцями до гірських вершин.

***Vaccinium myrtillus* L.** Багаторічний літньозелений чагарничок, висотою 10–50 см (див. кольорову вкладку, фото 32). 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), шкірясті, тупі, цілокраї або нечітко зарубчасті із загнутими вниз краями, гладенькі або при основі дещо опушені; зверху темно-зелені, блискучі, зісподу з темними залозками, тримаються на рослині протягом двох-трьох років.

Квітки зібрані на кінцях торішніх гілочок у короткі густі, більш-менш односторонні короткі три-, восьмиквіткові поникші кисті, сидять в пазухах листя, зеленувато-білі, правильні, сидять по одному. Квітконіжки короткі, червонуваті.

Плід – округла ягода (7–12 мм у діаметрі). У поширенні насіння чорниці велику роль відіграють різні види птахів.

Цвіте у другій половині травня і в червні, ягоди досягають у серпні-вересні.

Росте у хвойних і мішаних лісах, на галявинах.

Поширена в Карпатах, Росточчі-Опіллі, на Поліссі, у Волинському лісостепу, у західній частині Західного Лісостепу, зрідка у східній частині Лівобережного Лісостепу.

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.

3.3. Життєві форми

Проблема класифікації життєвих форм і їх еволюційних взаємовідносин привертала увагу багатьох дослідників. Термін «життєва форма» був введений в 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. Раункієр пов'язав це із захистом бруньок у несприятливу пору року.

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) (рис. 3.1).

У **фанерофітів** бруньки зимують або переносять посушливий період «відкрито», досить високо над землею (дерева, кущі, дерев'янисті ліани, епіфіти). Унаслідок цього вони зазвичай захищені спеціальними бруньковими лусками, що мають низку пристосувань – здебільшого для збереження конусу наростання і молодих зачатків листя, розміщених у них від втрати вологи. Бруньки хамефітів розташовуються майже на рівні ґрунту або не вище 20–30 см над нею (чагарнички, напівчагарнички, сланкі рослини). У холодному і помірному кліматі ці бруньки дуже часто отримують взимку додатковий захист. Крім наявності власних брунькових лусок, вони зимують під снігом.

Гемікриптофіти – зазвичай трав'янисті рослини; їхні бруньки відновлення знаходяться на рівні ґрунту або занурені дуже неглибоко, переважно в підстилку, утворену листовим та іншим мертвим рослинним опадом, – це ще один додатковий «покрив» для бруньок. Серед гемікриптофітів Раункієр розрізняє *протогемікриптофіти* з подовженими пагонами, які щорічно відмирають до основи, де розташовуються бруньки відновлення, і *розеткові гемікриптофіти*, у яких укорочені пагони можуть зимувати на рівні ґрунту цілком.

Криптофіти представлені або геофітами, у яких бруньки знаходяться в землі на деякій глибині (вони поділяються на кореневищні, бульбові, цибулинні), або гідрофітами, у яких бруньки зимують під водою.

Терофіти – особлива група; це однорічники, у яких усі вегетативні частини відмирають до кінця сезону і зимуючих бруньок не залишається, –

ці рослини поновлюються наступного року з насіння, що зимує або переживає сухий період на ґрунті або в ґрунті.

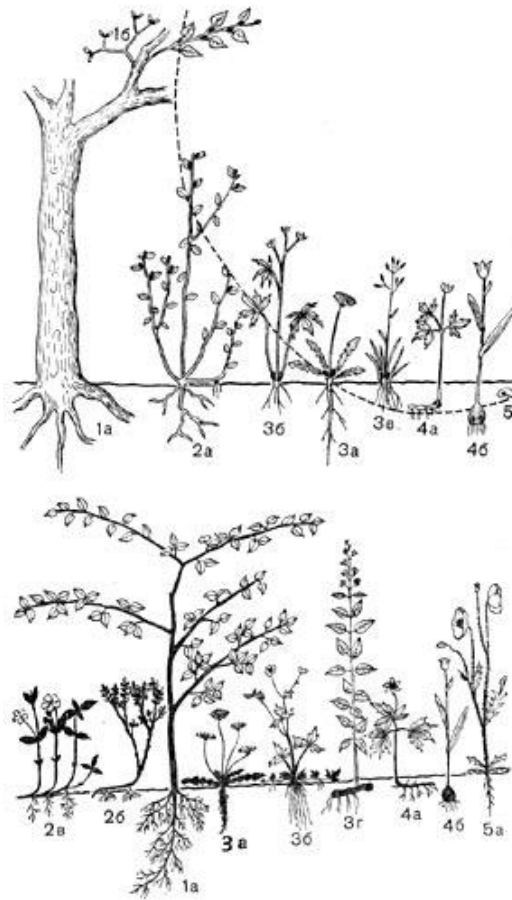


Рис. 3.1. Життєві форми рослин за Раункієром (схема): 1 – фанерофіти (1а – тополя, 1б – омела); 2 – хамефіти (2а – брусниця, 2б – чорниця, 2в – барвінок); 3 – гемікриптофіти (3а – кульбаба, розетковий гемікриптофіт, 3б – жовтець, 3в – кущовий злак, 3г – вербозілля звичайне, «протогемікриптофіт»); 4 – геофіти (4а – анемона, кореневищний геофіт, 4б – тюльпан, цибулинний геофіт); 5 – терофіти (5а – мак-самосійка). Угорі – чорним показані зимуючі бруньки відновлення (пунктирна лінія – рівень їх розташування); унизу – співвідношення частин, що відмирають і зимують (чорним – залишаються, білим – відмирають на зиму).

Іншим прикладом використання однієї важливої ознаки життєвих форм для їх класифікації може бути принцип, запропонований Г.М. Зозулиним (1961). 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 особинами;

3) ірруптивні – багаторічники, не тільки ті, що поновлюються, 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 (1964) 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 (1984) розробив оригінальну систему їх життєвих форм. Л.Г. Ханіна та ін. (2006) поділяли лісові трави на шість таких груп: Вг – бореальна (види ялинових і ялиново-ялицевих лісів), Nm – неморальна (види широколистих лісів), Nt – нітрофільна (види чорновільшаних лісів), Рn – 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 і 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. 3.2).

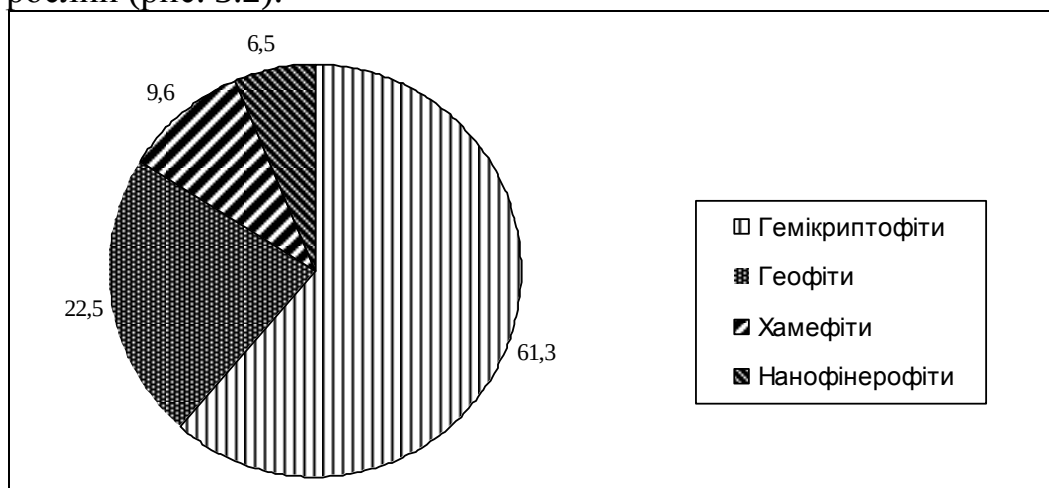


Рис. 3.2. Склад життєвих форм (у відсотках) групи видів трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем

У принципі схоже співвідношення життєвих форм властиве лісовим екосистемам широколистяних лісів Євразії (Карпісонова, 1985). У нижньому ярусі цих лісів в порядку зниження представленості зареєстровані довгокореневищні, короткореневищні, гронокореневищні, цибулинні та бульбові форми.

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 ґрунту або на поверхні ґрунту і покриті шаром листового опаду.

У найбільш поширеній групі 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 літньозелених або дощової погоди восени – в осінньо-зимово-літньозелених 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 перезимування формується насіння, яке надійно захищає зародок поживними тканинами, шкіркою (часто ще і околоплідником). 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 (Климишин, 2012 та ін.). Раніше Дж. Антос (Antos, 1984) на підставі вивчення рослин трав'яного ярусу в лісах Північної Америки зазначав, що диференціація життєвих форм допомагає цим рослинам виживати в гетерогенному середовищі.

3.4. 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 **фітоцено типами**. Л.Г. Раменський запропонував розрізняти 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 (Grime, 1975). Він пропонує такі типи еколого-ценотичних стратегій: конкуренти, стрес-толеранти і рудерали (C, 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. 3.3).

Аналіз свідчить, що серед рослин нижніх ярусів лісів 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 фотосинтетичний 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.

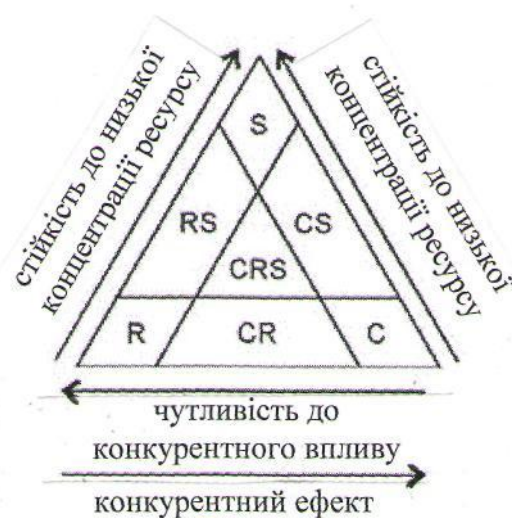


Рис. 3.3. Треугольник эколого-фитоценологических стратегий Д. Грайма

3.5. Функціональні типи рослин трав'яно-чагарничкового ярусу

Сучасний стан концепції про функціональні типи рослин (ФТР) висвітлений Ю.А. Злобіним (2012). **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 (Cornelissen, 2003). 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 може бути визначений 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, 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.

Різнорманітність групи видів рослин, що вивчається, по відношенню до водного режиму виявилася високою (рис. 3.4). 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.

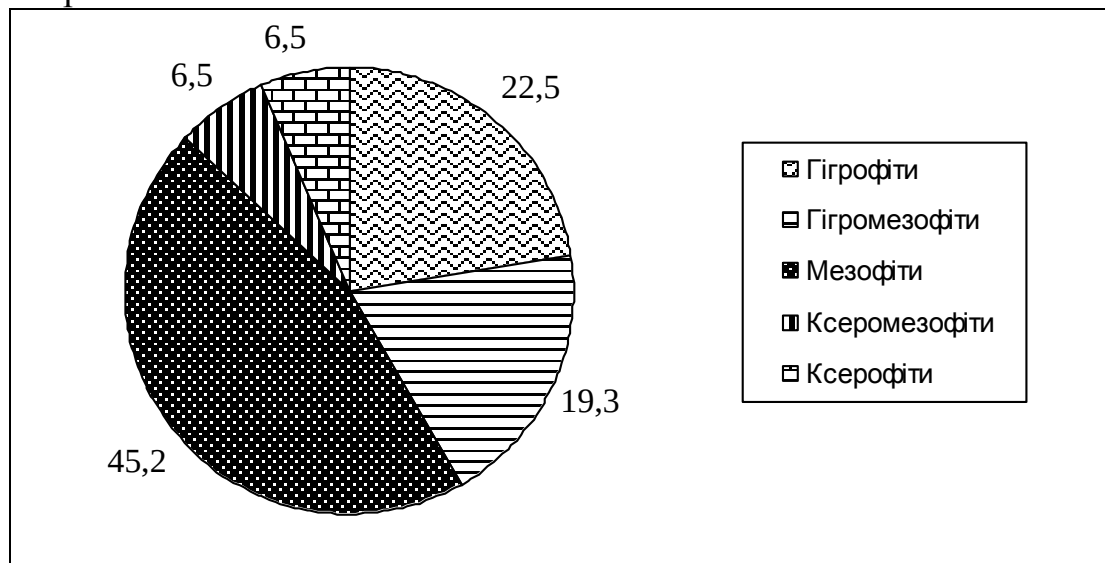


Рис. 3.4. Різнорманітність групи видів трав'яно-чагарничкового ярусу по відношенню до вологи в лісових екосистемах

Досить широкою виявилася різноманітність рослин трав'яно-чагарничкового ярусу, які вивчалися нами по відношенню до родючості ґрунту (рис. 3.5). 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%.

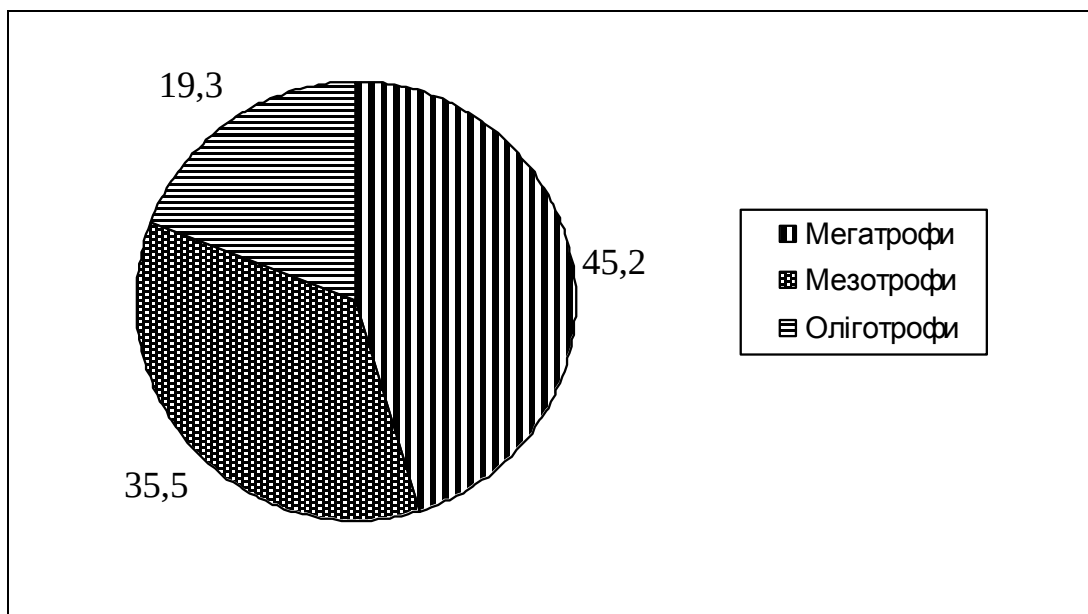


Рис. 3.5. Різноманітність групи видів трав'яно-чагарничкового ярусу по відношенню до родючості ґрунту в лісових екосистемах

У зв'язку з умовами зростання під пологом широколистяних і хвойних лісів види живого покриву склали дві групи (рис. 3.6). 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%.

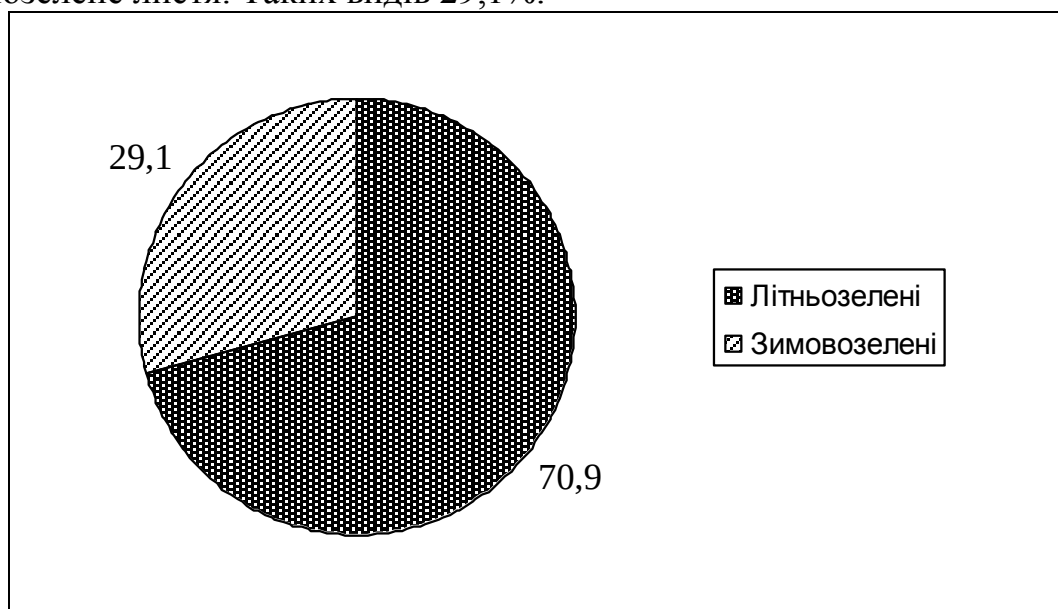


Рис. 3.6. Різноманітність групи видів трав'яно-чагарничкового ярусу за функціонуванням листкового апарату

Досить значною є розмаїтість у досліджуваних видів рослин за будовою органів вегетативного розмноження (рис. 3.7). В основному (51,6%) – це довгокореневі рослини, на другому місці – короткокореневі види (35,5%).

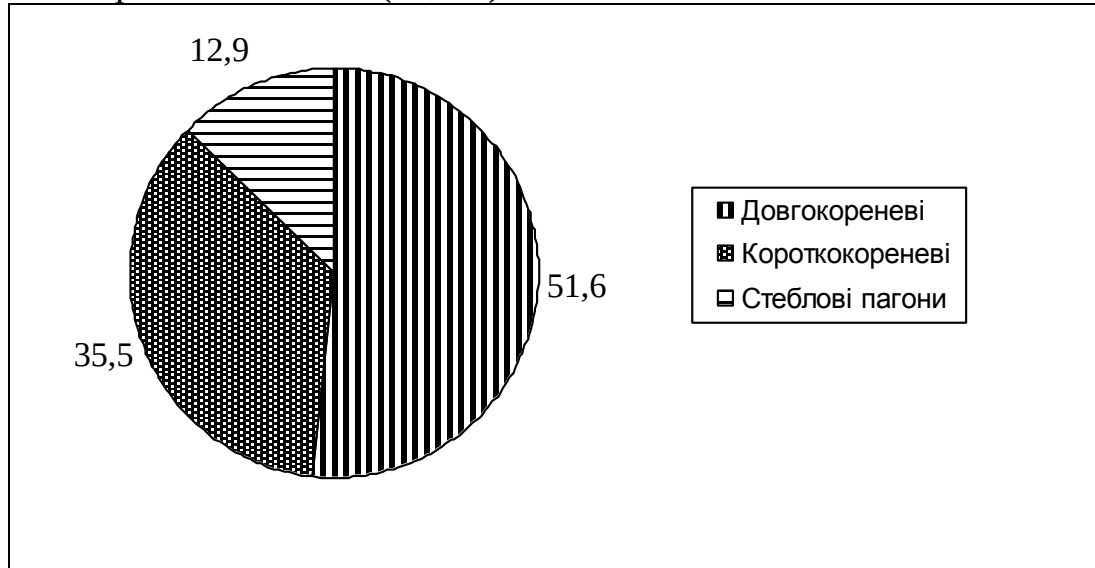


Рис. 3.7. Різноманітність групи видів трав'яно-чагарничкового ярусу за будовою органів вегетативного розмноження

Сучасний ареал видів рослин, що складають ядро трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових екосистемах Новгород-Сіверського Полісся, пов'язаний як з європейським, так і з азійським континентами (рис. 3.8). Переважають види євразійського ареалу (38,7%). Типи ареалів акцентують географічне положення України.

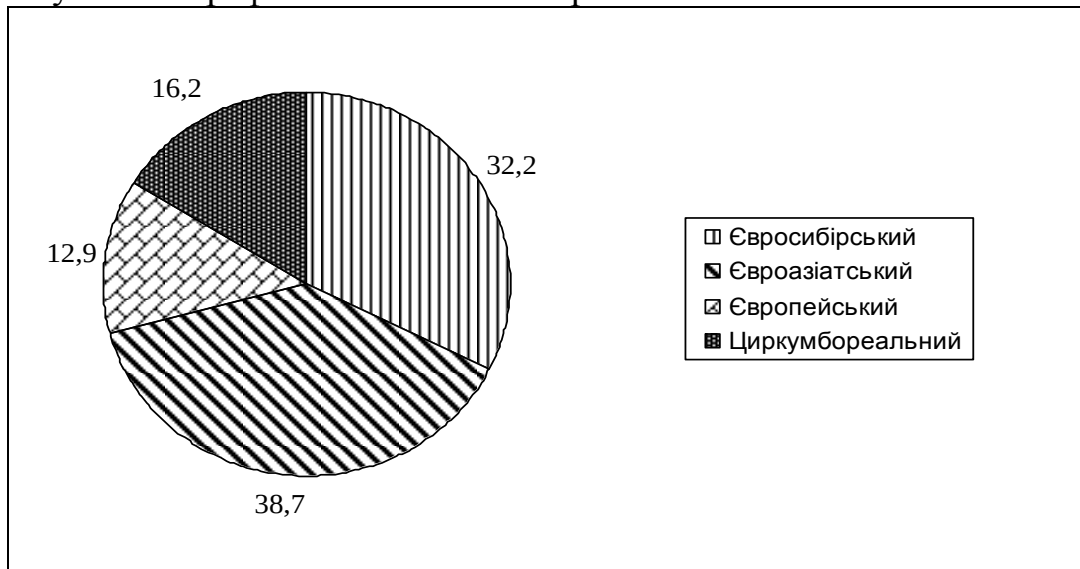


Рис. 3.8. Різноманітність групи видів трав'яно-чагарничкового ярусу за типами ареалу

Для визначення загальної біолого-екологічної різноманітності досліджуваної групи вегетативно-рухливих рослин і 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 листового апарату

- Літньозелене листя – 1
- Зимовозелене листя – 2

Тип органів вегетативного розмноження

- Довгокореневищі – 1
- Короткокореневищі – 2
- Надземні пагони стеблового походження – 3.

На основі кластерного аналізу, в якому зіставляються ознаки (рис. 3.9), бачимо що на рівні відстані Евкліда 4,4 чітко виділяється група нанофанерофітів (*Vaccinium vitis-idaea* L., *Vaccinium myrtillus* L.). Інші види утворюють схожі між собою кластери, за винятком *Orthilia secunda* (L.) House і *Stellaria holostea* L. 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 Новгород-Сіверського Полісся 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 здатність до самопідтримки.

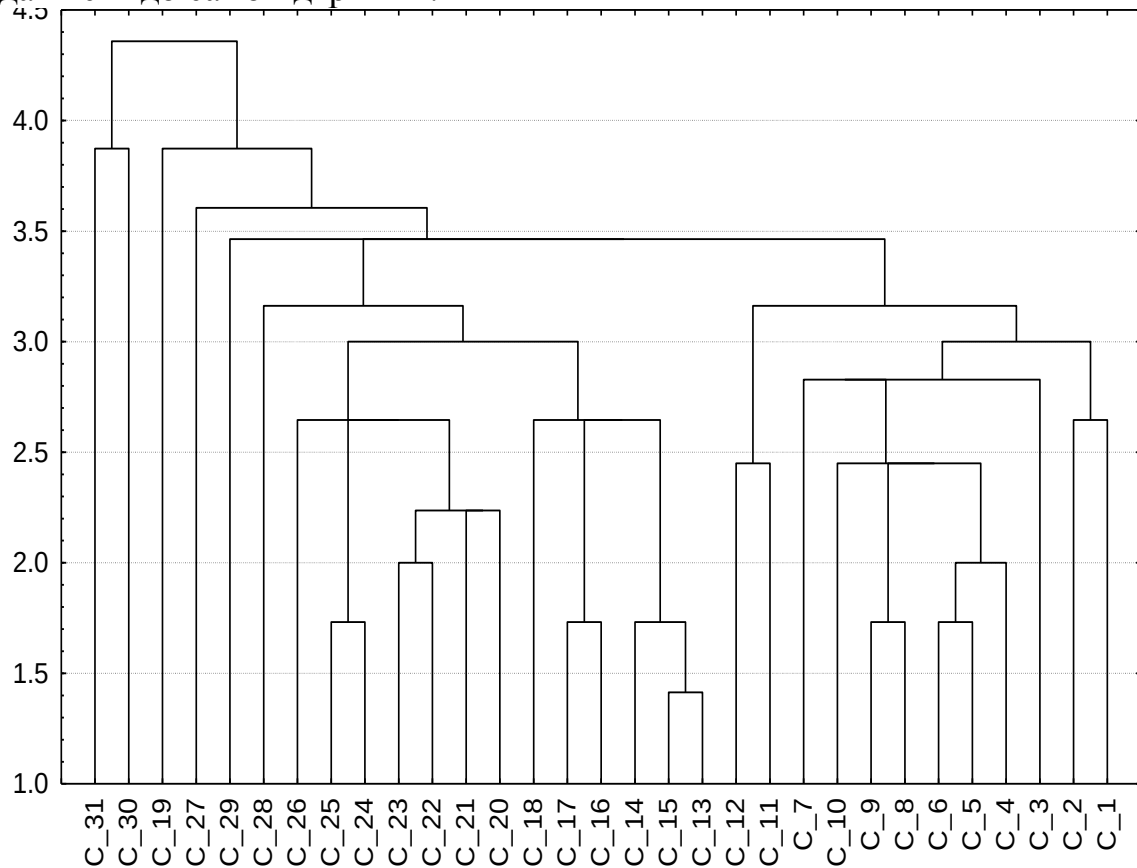


Рис. 3.9. Результати кластерного аналізу групи видів трав'яно-чагарничкового ярусу. (Нумерація видів рослин наведена відповідно до їх списку в п. 3.1)

3.6. Фітоценотична обумовленість сезонних ритмів розвитку в 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. Лише за тривалістю вегетації листя лісові трави поділяються на п'ять груп: 1) рослини з літньозеленим листям, що всихає й опадає наприкінці вегетаційного періоду; 2) рослини із зимуючим листям, яке проводить зиму під снігом в зеленому стані і всихає до середини наступного літа; 3) рослини з вічнозеленим листям, що бере участь у фотосинтезі протягом 3–4 і більше років, 4) рослини з веснянозеленим листям, яке всихає до середини літа, 5) рослини з безхлорофільним листям або взагалі без листя. Потрібно також додати рослини, у яких на пагонах є як літньозелене, так і зимуюче листя.

Фенологічна різноманітність листя в лісових трав пов'язана з їх положенням в архітектоніці живого надґрунтового покриву. Т. Гівніш (Givnish, 1987) встановив, що в лісах листя ефемероїдів розташовується на висоті 5–15 см над рівнем ґрунту, оскільки в ранньовесняний час в цьому шарі повітря найвища температура. Ранньолітні види рослин мають висоту від 10 до 160 см із зонтикоподібним розміщенням листя, оскільки в умовах лісу це забезпечує краще перехоплення сонячної радіації. Літньозелені рослини розміщують листя на висоті не нижче 40 см і до 160 см. Листя вічнозелених форм, як правило, займає найнижче положення, що дозволяє йому зимувати навіть у разі невеликого шару снігу і здійснювати зимовий фотосинтез.

Ще більшу строкатість мають лісові трави за термінами цвітіння і плодоношення.

Мінливість термінів настання сезонних явищ, її закономірності складають основний предмет вивчення фенології (Шнелле, 1981; Шульц, 1981). Відомо, що особливості клімату регіону визначають видовий склад рослинності, а погодні умови (рання або пізня весна, прохолодне або жарке літо) спричиняють проходження рослинами етапів онтогенезу. Це позначається на термінах проходження ними певних фенологічних фаз. Результати фенологічних спостережень дають важливу інформацію про стан рослин, хоча в сучасних геоботанічних і екологічних дослідженнях такі спостереження використовуються, на жаль, не часто (Стрижев, 1973). Сучасні дослідження в напрямку фенології рослин здійснюються в основному для реєстрації відмінностей феноритмів в різні роки, що відрізняються між собою погодними умовами, а також для демонстрації широтних зміщень термінів основних фенофаз (Минин, 2000; Николаева, 2005). Фактично феноритми рослин відображають і більш глибокі відмінності в умовах зростання рослин.

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 (Коваленко, 2005).

Реєстрація фенофаз здійснювалася за загальноприйнятою методикою (Бейдеман, 1954). Дослідження виконано у 2000–2009 рр. території Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» і в прилеглих лісових масивах. Об'єктами спостережень були вісім видів лісових трав і чагарничків: *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Carex pilosa*, *Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea*, *Stellaria holostea*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*. Порівняння фенологічних ритмів у цих рослин здійснювалося не менше ніж у 3–4 різних асоціацій.

***Aegopodium podagraria*.** Середній термін початку цвітіння залежно від погодних умов року припадав на останню декаду червня і в ас. Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum мав місце на 1–2 доби раніше порівняно з ас. Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum. Випереджальне цвітіння *A. podagraria* в першій з цих асоціацій засвідчується також М.Г. Баштовим (1996) у більш південних лісах Сумської області.

Типова картина термінів проходження фенофаз у *Aegopodium podagraria* наведена на рис. 3.10.

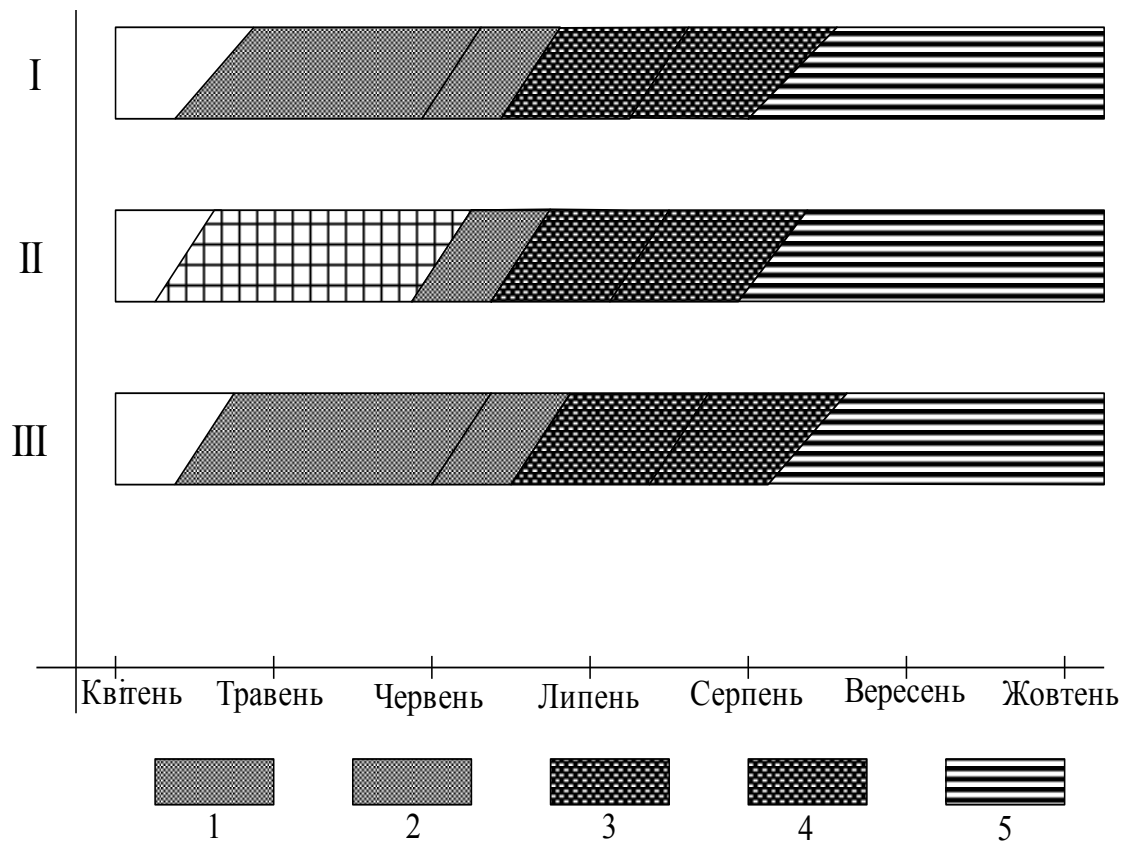


Рис. 3.10. Фенофази *Aegopodium podagraria*: 1 – вегетація; 2 – бутонізація; 3 – цвітіння; 4 – плодоношення; 5 – постфлоральна вегетація. Асоціації: I – Quercetum coryloso-aegopodiosum; II – Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum; III – Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum. (Ліва вертикальна лінія – дата закінчення сніготанення.)

***Asarum europaeum*.** Початок цвітіння цього виду за роками спостережень припадав на квітень (як виняток – травень) і порівняно з двома іншими типам фітоценозів наставав на три дні раніше в ас. Pinetum coryloso-asarosum. Період цвітіння в *A. europaeum* триває 20 ± 3 дні, при цьому в перші вісім днів мала місце маточкова фаза цвітіння, а на 9–15 днів – тичинкова фаза. Типова картина термінів проходження фенофаз у *Asarum europaeum* подана на рис. 3.11.

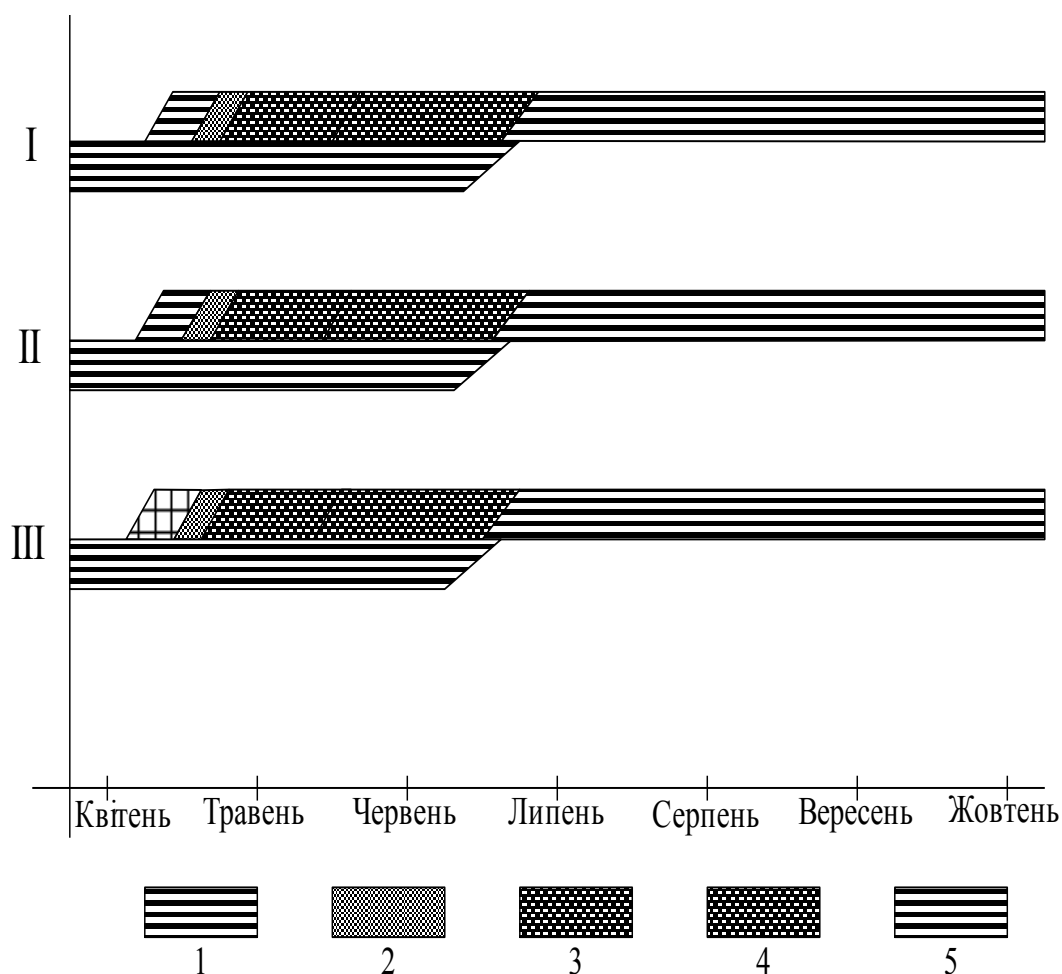


Рис. 3.11. Фенофази *Asarum europaeum*: 1 – вегетація; 2 – бутонізація; 3 – цвітіння; 4 – плодоношення; 5 – постфлоральна вегетація. Асоціації: I – *Quercetum coryloso-asarosum*; II – *Pinetum coryloso-asarosum*; III – *Querceto-Pinetum asarosum*. (Ліва вертикальна лінія – дата закінчення сніготанення.)

***Carex pilosa*.** Залежно від типу фітоценозу цвітіння починалося на 2–3 дні раніше і тривало на 5–6 днів менше в ас. *Querceto-Pinetum caricosum* (*pilosae*). Навіть у цій асоціації цвітіння починалося раніше в групах особин, пристосованих до «вікон» в деревостані. Загальна тривалість цвітіння становила в середньому 20 днів. Типова картина термінів проходження фенофаз у *Carex pilosa* наведена на рис. 3.12.

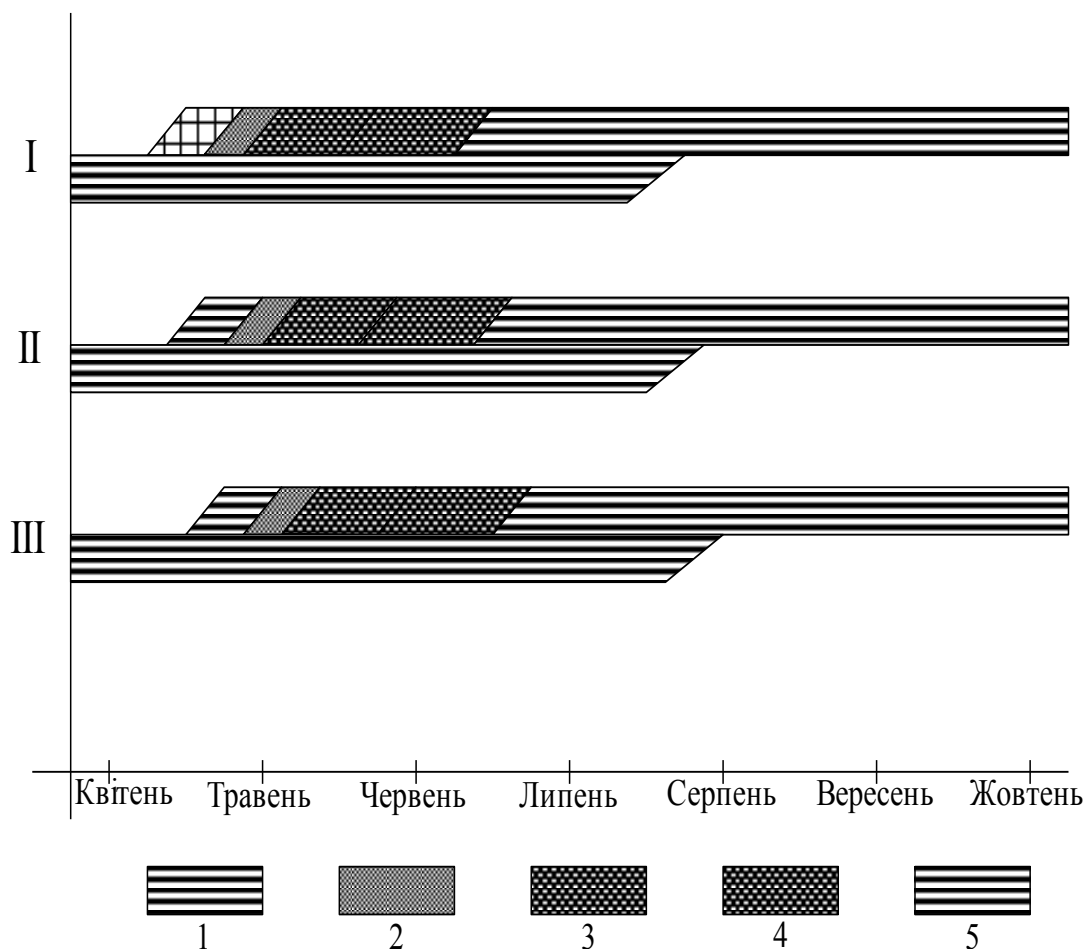


Рис. 3.12. Фенофази *Carex pilosa*: 1 – вегетація; 2 – бутонізація; 3 – цвітіння; 4 – плодоношення; 5 – постфлоральна вегетація. Асоціації: I – Querceto-Pinetum caricosum (pilosae); II – Quercetum coryloso-caricosum (pilosae); III – Betuleto-Quercetum coryloso-caricosum (pilosae). (Ліва вертикальна лінія – дата закінчення сніготанення.)

***Calluna vulgaris*.** Це пізноквітучий вид. В умовах північного сходу Сумської області його цвітіння починається в липні і в окремі роки навіть на початку серпня. В ас. Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum початок цвітіння в середньому за роки спостережень на 2–3 дні настає раніше порівняно з фітоценозами з суто сосновими або сосново-березовими деревостанами. Типова картина термінів проходження фенофаз у *Calluna vulgaris* подана на рис. 3.13.

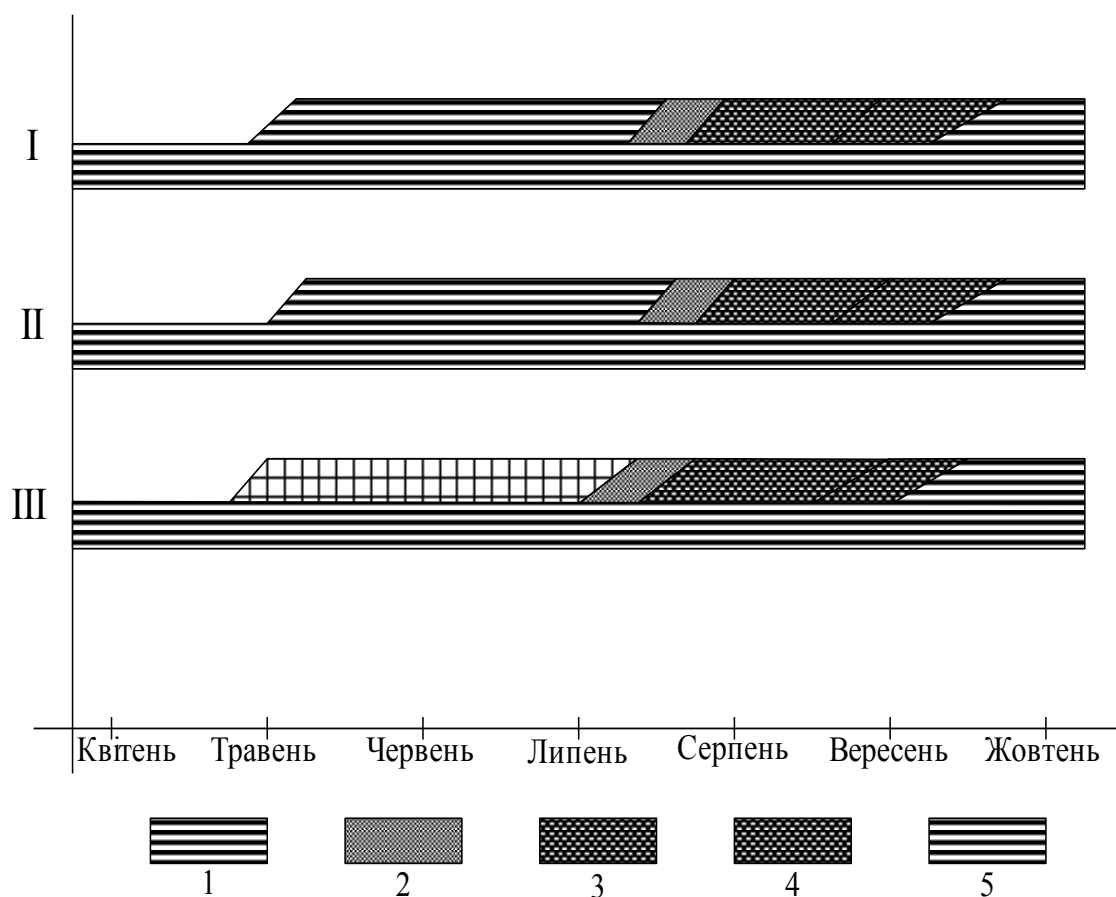


Рис. 3.13. Фенофази *Calluna vulgaris*: 1 – вегетація; 2 – бутонізація; 3 – цвітіння; 4 – плодоношення; 5 – постфлоральна вегетація. Асоціації: I – Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum; II – Pinetum callunoso-hylocomiosum; III – Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum. (Ліва вертикальна лінія – дата закінчення сніготанення.)

***Molinia caerulea*.** Також є пізноквітучим видом. Цвітіння його починається в липні і часто захоплює першу декаду серпня. Найбільш рано з випередженням на 2–3 дні цвітуть рослини в ас. Betuleto-Pinetum moliniosum, яка відрізняється кращим освітленням і прогріванням у нижніх ярусах. Типова картина термінів проходження фенофаз у *Molinia caerulea* наведена на рис. 3.14.

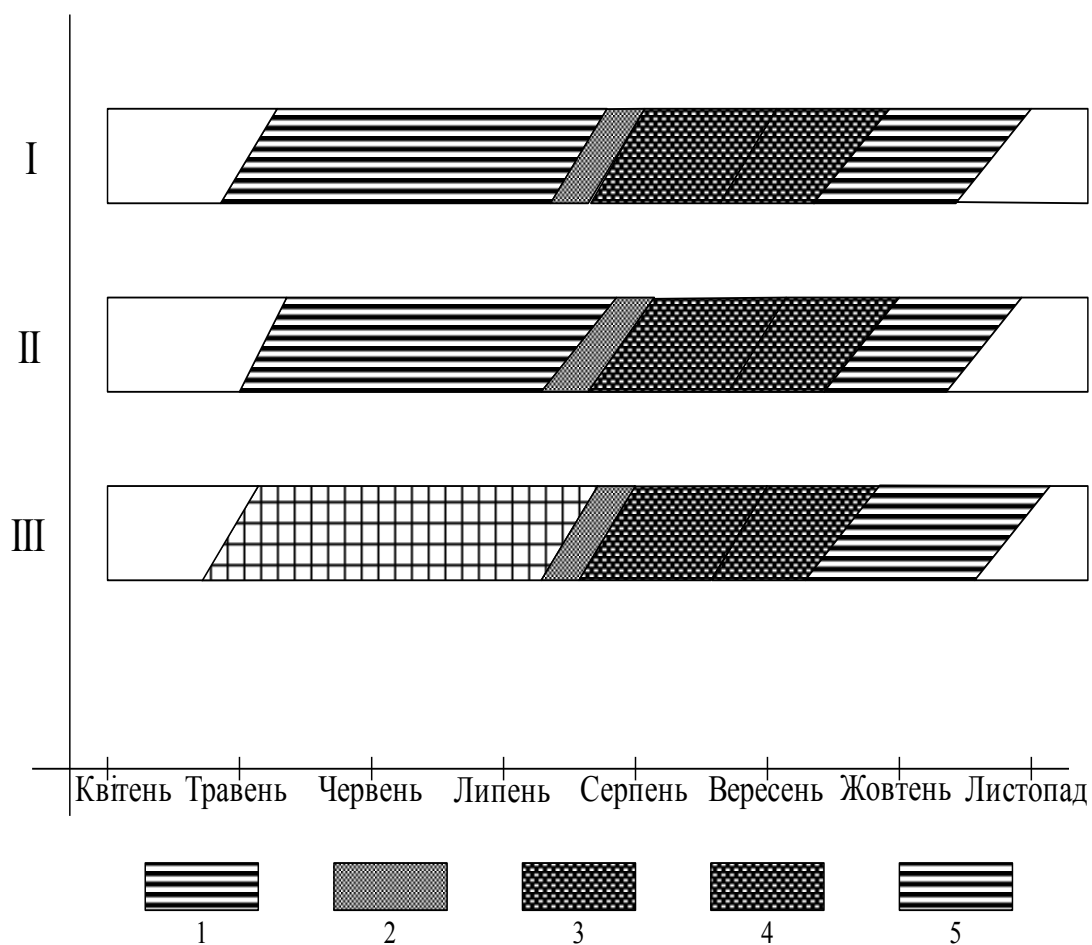


Рис. 3.14. Фенофази *Molinia caerulea*: 1 – вегетація; 2 – колосіння; 3 – цвітіння; 4 – плодоношення; 5 – постфлоральна вегетація. Асоціації: I – *Pinetum myrtilloso-moliniosum*; II – *Querceto-Pinetum franguloso-molinioso-hylocomiosum*; III – *Betuleto-Pinetum moliniosum*. (Ліва вертикальна лінія – дата закінчення сніготанення.)

***Stellaria holostea*.** Залежно від умов року цвіте *S. holostea* наприкінці квітня. В ас. *Querceto-Pinetum stellariosum* цвітіння на 3–4 дні зафіксовано раніше, ніж у соснових та сосново-дубових фітоценозах з наявністю підліску з ліщини. Типова картина термінів проходження фенофаз у *Stellaria holostea* подана на рис. 3.15.

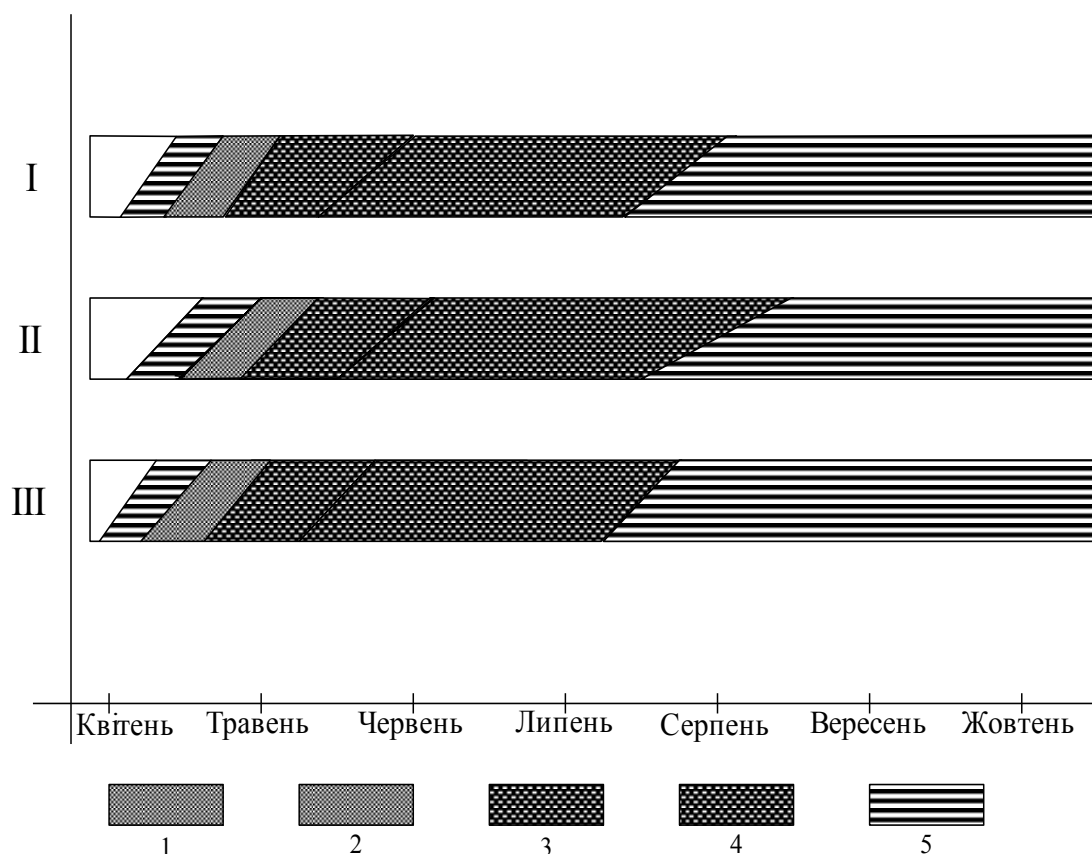


Рис. 3.15. Фенофази *Stellaria holostea*: 1 – вегетація; 2 – бутонізація; 3 – цвітіння; 4 – плодоношення; 5 – постфлоральна вегетація. Асоціації: I – Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum; II – Quercetum coryloso-caricoso (pilosae)-stellariosum; III – Querceto-Pinetum stellariosum. (Ліва вертикальна лінія – дата закінчення сніготанення).

***Vaccinium myrtillus*.** З п'яти вивчених асоціацій цвітіння цього виду починається на 2–5 днів раніше і раніше закінчується в ас. Pinetum molinoso-myrtillosum, що також було пов'язане з кращим освітленням та прогріванням на рівні ґрунту порівняно з іншими асоціаціями. Типова картина термінів проходження фенофаз у *Vaccinium myrtillus* наведена на рис. 3.16.

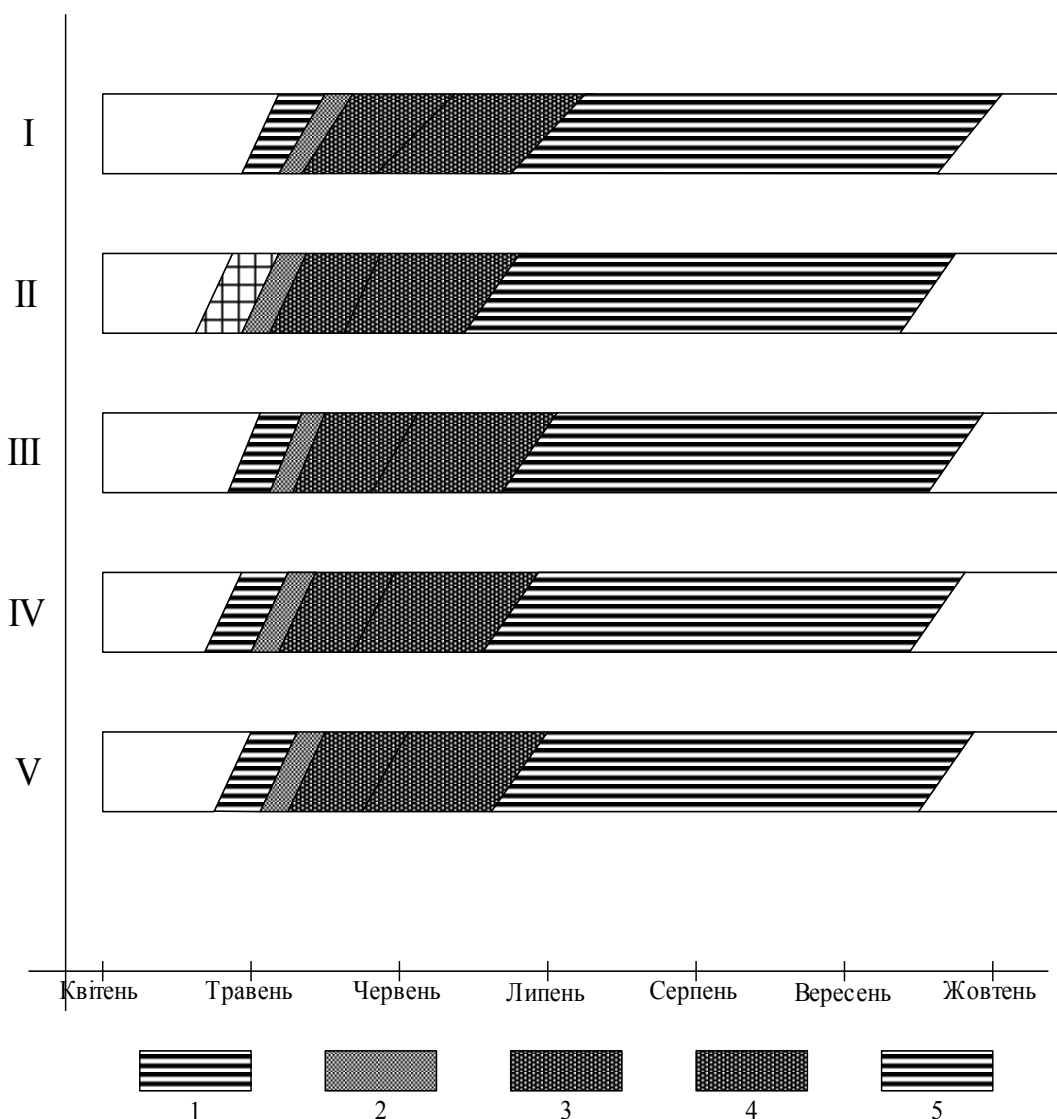


Рис. 3.16. Фенофази *Vaccinium myrtillus*: 1 – вегетація; 2 – бутонізація; 3 – цвітіння; 4 – плодоношення; 5 – постфлоральна вегетація. Асоціації: I – Pinetum myrtilloso-hylocomiosum; II – Pinetum molinioso-myrtillosum; III – Querceto-Pinetum myrtillosum; IV – Betuletum molinioso-myrtillosum; V – Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum. (Ліва вертикальна лінія – дата закінчення сніготанення.)

***Vaccinium vitis-idaea*.** Починає цвісти в середині або останній декаді травня. Встановлено, що, як і в інших видів лісових трав і чагарничків, воно йде з випередженням до 4–5 днів в ас. Querceto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum. У цієї асоціації цвітіння і закінчується раніше на 2–3 дні. Типова картина термінів проходження фенофаз у *Vaccinium vitis-idaea* подана на рис. 3.17.

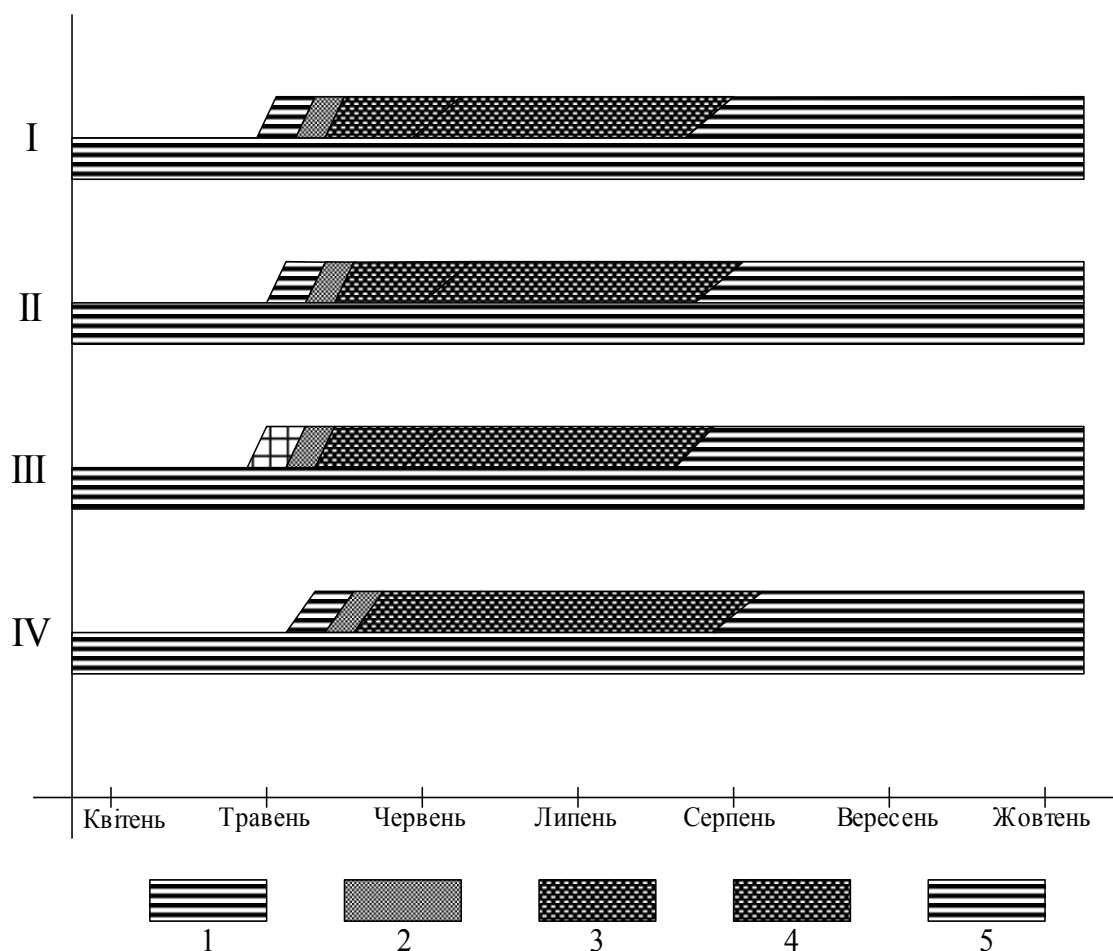


Рис. 3.17. Фенофази *Vaccinium vitis-idaea*: 1 – вегетація; 2 – бутонізація; 3 – цвітіння; 4 – плодоношення; 5 – постфлоральна вегетація. Асоціації: I – Pinetum vaccinoso-myrtillosum; II – Betuleto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum; III – Querceto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum; IV – Pinetum vaccinoso-hylocomiosum. (Ліва вертикальна лінія – дата закінчення сніготанення.)

У цілому, встановлено, що початок цвітіння всіх досліджуваних видів лісових трав і чагарничків визначається погодними умовами поточного року і пов'язане з термінами прогрівання лісового фітоценозу як цілісної екосистеми. Залежно від видового складу деревного полог, 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 .

3.7. 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 (Коваленко, 2001). 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 (2010), подані на рис. 3.18.

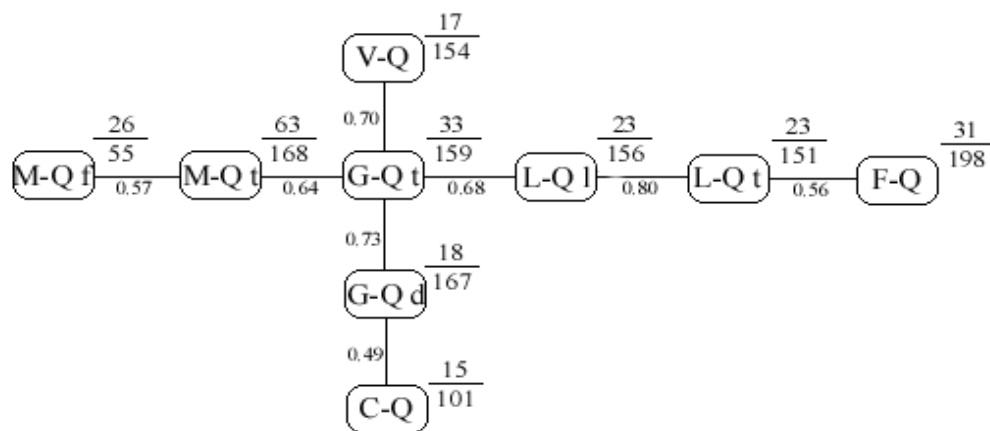


Рис. 3.18. Дендрит схожості флори ценозів синтаксонів широколистяних лісів

Позначення синтаксонів: M-Qt – *Mercurialo perennis* – *Quercetum roboris* ass., typicum subass., M-Qf – *fraxinetosum excelsioris* subass.; G-Qt – *Geo rivali-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 (Ks).

Від біорізноманітності лісових трав і цілісності їх флористичних комплексів залежить стійкість лісових екосистем. Проте, загальна біорізноманітність і синтаксономічна значущість лісових трав залишаються ще недостатньо вивченими, а наявні розрізнені матеріали потребують узагальнення.

Рослини нижніх ярусів лісових угруповань здавна привертають увагу дослідників у зв'язку з їх господарською, індикаційною та лісостабілізуючою функціями (Смирнова, 1987). Основний центр тяжіння цих досліджень зосереджений на встановленні особливостей життєвих форм рослин нижніх ярусів лісів, темпів сезонного розвитку і екологічних ареалів (Горышина, 1972). Останніми десятиліттями розпочато активне вивчення рідкісних і тих, що охороняються, видів рослин цього блоку лісових угруповань (Шеляг-Сосонко, 2002). З кінця XX і на початку XXI 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 (2008) 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 використовувалися стандартні повні геоботанічні описи, виконані впродовж 2002–2009 рр., екологічні шкали Ландольта і матеріали геоботанічного районування з урахуванням сучасних методичних вимог. Об'єктами дослідження стали 26 видів 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 (Klika, 1955), В. Матушкевич (Matuszkiewicz, 2001) і В.А. Соломахи (2008). При аналізі лісових трав і чагарничків враховувалися як їхні видові таксономічні особливості, так і закономірності популяційної організації (Смирнова, 1998, Злобин, 2009).

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 (Андрієнко, 2006). Це зумовлює певну гетерогенність флори лісових угруповань.

Результати флористичного і синтаксономічного аналізу наведені в табл. 3.1.

Таблиця 3.1. Порівняльна характеристика діагностичних видів класів синтаксонів і поширених видів рослин

Характеристики	Порівнювані групи видів рослин, %		
	діагностичні види класу Querc-Fagetea	діагностичні види класу Vaccinio-Piceetea	поширені види
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			
- гігрофіти	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

Продовження табл. 3.1

Характеристики	Порівнювані групи видів рослин, %		
	діагностичні види класу Quercu-Fagetea	діагностичні види класу Vaccinio-Piceetea	поширені види
Трофність			
- мегатрофи	41,1	0,0	50,0
- мезотрофи	52,9	10,0	23,1
- оліготрофи	6,0	90,0	26,9
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

Йї аналіз показує, що ті види живого надґрунтового покриву, що вивчаються, формують дві самостійні синузії: 1) лісових чагарничків та напівчагарників *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* та ін.) і 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 Quercu-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 Quercu-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 Quercu-Fagetea мав діагностичні види європейського і євроазійського поширення, тоді як клас Vaccinio-Piceetea діагностували види циркумборельного походження. Це були переважно мезофіти і ксеромезофіти. У складі групи поширених видів, що мають підвищене 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 (Савоськин, 1960).

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

Точнішу характеристику порівнюваних флористичних груп дозволяють отримати екологічні шкали. Отримані за екологічними шкалами Ландольта результати подані в табл. 3.2. 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.

Таблиця 3.2. Порівняльна характеристика видів досліджуваних рослин за екологічними шкалами Ландольта

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

Одночасно встановлено (рис. 3.19), 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 Vacc.-Pis. Воно відбулося за рахунок двох асоціацій, які характерні для регіону досліджень. Це асоціації з *Molinia* і з *Vacc. uligin* (обидва види вологолюбні), яких немає в класі Que-Fag.

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.

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.

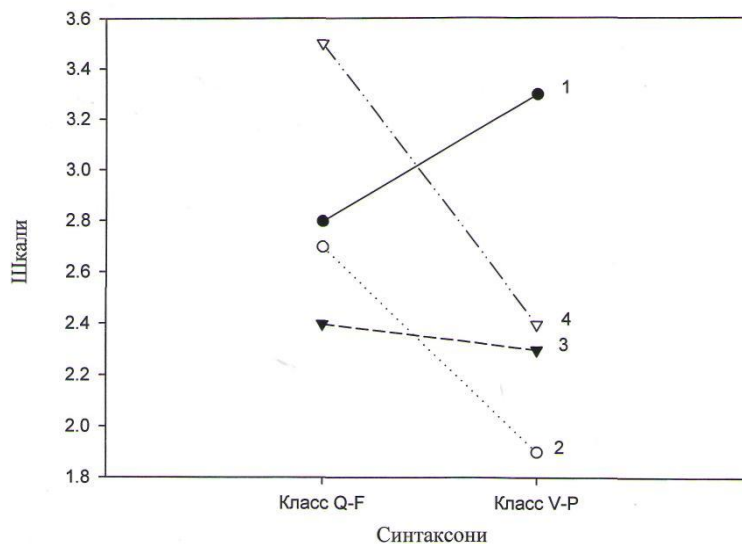


Рис. 3.19. Тренди чотирьох екологічних чинників від класу *Quercus-Fagetea* до класу *Vaccinio-Piceetea*: 1 – зволоження; 2 – трофність; 3 – освітленість; 4 – температура

Таким чином, на основі порівняльного флористичного аналізу встановлена висока флористична біорізноманітність лісових фітоценозів Українського Полісся і гетерогенність їх флори. Показана флористична відмінність двох основних класів рослинності цього регіону і виявлено, що для класу *Quercus-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 4

АДАПТАЦІЙНА РОЛЬ РІЗНИХ ФОРМ РЕПРОДУКЦІЇ В РОСЛИН ЛІСУ

4.1. Загальні закономірності репродукції рослин у лісових екосистемах

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 насіннєвих 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 (1981) 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, й від функцій агентів, що забезпечують транспортування пилку. Визрівання насіння і плодів знову 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 (1982), проблемам дисперсії насіння – монографія Р.Є. Левиної (1957). Досить добре розроблені і методи вивчення репродукції в рослин (Андреева и др., 2002).

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.

Цвітіння. Під *цвітінням* розуміється комплекс фізіологічних та морфогенетичних процесів генеративного розмноження, що відбуваються у квіткових рослин у період від закладання генеративних бруньок до запліднення. У вузькому розумінні під цвітінням мають на увазі фазу з моменту відкриття квіток до закриття й опадання оцвітини, хоча точнішою ознакою кінця цвітіння є засихання тичинок і рильця маточки. Рослини з клейстогамними квітками, особливо з підземними клейстогамними квітками, зовні не виявляють цвітіння. З погляду фенології у цвітінні розрізняють дві фази: 1) бутонізація і 2) повне цвітіння.

Усі рослини передусім можуть бути поділені на дві групи: ті, що цвітуть один раз у житті (усі однорічники і деякі багаторічники) і ті, що цвітуть за період повного онтогенезу кілька разів. Розрізняються рослини і за часом закладання генеративних бруньок. В одних такі бруньки закладаються влітку або восени попереднього цвітіння року, а в інших – на початку вегетаційного періоду того року, у який відбувається цвітіння. Рослини першої групи мають екологічну перевагу, оскільки зацвітають раніше, коли в лісах до повного розпускання листя дерев і великих кущів вища освітленість і менш гострою є конкуренція за опилювачів.

Тривалість фази цвітіння залежить від виду рослини. Деякі рослини цвітуть дуже короткий період (кілька годин, добу), в інших видів квіти залишаються відкритими набагато довше. Залежно від видів рослин варіює і час цвітіння, коли квіти залишаються відкритими. Тут основні варіанти: тільки вдень, тільки вночі або цілу добу. Мають місце й сезонні ритми цвітіння. Одні види рослин цвітуть навесні, інші – у середині вегетаційного періоду, деякі ближче до осені. Є види рослин, у яких цвітіння триває майже весь літній період.

Саме по собі багатство цвітіння, тобто кількість сформованих генеративних бруньок і відповідна кількість квітів, крім видової специфічності, залежить від життєвого стану особин рослин. У слаборозвинених, пригнічених рослин цвітіння малощедре. Передумовою цвітіння є перебудова фітогормональної системи рослин. У багатьох випадках для переходу до цвітіння рослини повинні пройти певний термoperіод і певний фотoperіод, які є фізіолого-біохімічними пусковими механізмами цвітіння, зокрема, саме вони визначають «вибухове» цвітіння, коли всі рослини одного виду в цьому фітоценозі зацвітають одночасно. У багатьох видів таке цвітіння охоплює не всю популяцію одночасно, а окремі групи рослин («порційне» цвітіння). Обидва ці явища забезпечують кращі умови для подальшого перехресного запилення. Не лише цвітіння саме по собі, й динаміка цвітіння є важливими екологічними властивостями насінних рослин.

Залежно від виду рослини квітки на паростках можуть розташовуватися поодиночі. Частіше має місце інший варіант, коли квітки

зібрані в групи – суцвіття, морфологічна структура яких надзвичайно різноманітна, але екосистемна роль однакова: за будь-якого способу запилення групове розташування квіток підвищує шанси на результативне запилення.

Запилення. *Запиленням* називають перенесення пилку з тичинок на приймочку маточки. Якщо пилок переноситься з тичинок однієї квітки на приймочку маточки іншої квітки, то відбувається *перехресне запилення*. Якщо ж пилок потрапляє на приймочку маточки тієї самої квітки – це *самозапилення*. При перехресному запиленні можливі два варіанти: пилок переноситься на квітки, що знаходяться на тій самій рослині, пилок переноситься на квітки іншої рослини. В останньому випадку потрібно враховувати, що запилення відбувається тільки між особинами одного виду. Перехресне запилення вимагає участі посередника, який би доставив пилкові зерна від тичинки до приймочки маточки. Залежно від цього розрізняють кілька типів запилення: ентомофілія, анемофілія та ін. Запилення без участі зовнішніх агентів щодо перенесення пилку називається *автофілією* (Левина, 1981).

Загальноприйнятий поділ рослин на анемо- й ентомофільних насправді не такий жорсткий. У багатьох видів рослин реалізуються обидва ці типи. Найчастіше в рослин початкового ентомофільного типу до кінця цвітіння пилкові зерна стають сухішими, втрачають клейкість і переносяться вітром. У рослин нижніх ярусів лісу з досить яскраво забарвленими квітками через нестачу опилювачів дуже часто реалізується автофільний тип запилення (Антонова, 1976). У новітніх дослідженнях показано, що навіть такі ознаки ентомофільних рослин, як яскраве забарвлення квітки і виділення нектару, не є вузькоспеціалізованими пристосуваннями для залучення комах. Завдяки забарвленню внутрішня частина квітки й особливо зав'язь краще прогріваються, що необхідно для складних процесів запліднення і початку формування зародка насінини, а нектар та ефірні олії створюють усередині квітки особливе газове середовище.

Цвітіння і запилення на всіх підетапах їх реалізації обумовлені всією сукупністю особливостей еколого-ценотичного середовища. Тому ще наприкінці минулого століття сформувався особливий науковий напрямок – *антекологія*, предметом вивчення якої є взаємозв'язки і обумовленість цвітіння й запилення екологічним середовищем (Пономарев, 1960, 1970).

Кінцевою оцінкою ефективності запилення є запліднення і зав'язь плодів.

Плодоносіння. *Плодоносінням* називають етап репродуктивного процесу від зав'язі плодів до їх повного дозрівання. У ході цього процесу материнська рослина «вигодовує» плоди, що формуються, і насіння, що

міститься в них. На відміну від етапу цвітіння, який може бути нетривалим, плодоношення – це досить тривалий процес. Крім того, плодоношення – досить автономний процес. Воно залежить тільки від стану материнської рослини і не вимагає зовнішніх агентів для його протікання і завершення. Однак рівень життєздатності материнської рослини тут може виявитися критичним. У дуже ослаблених рослин може початися процес абортів плодів, які вже почали формуватися, через нестачу ресурсів для повного дозрівання. Звичайно, умови зростання рослин і тут важливі, але їх вплив непрямий. Вони впливають на процес плодоношення через їх вплив на материнські рослини.

На етапі плодоношення прийнято оцінювати плодючість рослин як вираження для кількості продукowanego насіння і плодів. У такому разі важливими є два поняття – продуктивність і урожай. Продуктивність оцінюють кількістю сформованих плодів або насіння з розрахунку на одну особину, а урожай – кількістю плодів або насіння з розрахунку на одиницю площі. Екологічний сенс цих понять різний. Перше вказує на стан окремих особин рослин як учасників репродукції, а другий – на чисельність особин у популяції.

Ю.А. Злобіним (1968) було запропоновано на етапі плодоношення і формування насіння розрізнати три підетапи:

1) потенційну продуктивність – кількість зародків, що закладається на окремій особині рослини; в односім'яних плодів цей показник дорівнює кількості квіток;

2) реальна продуктивність – кількість визрілого насіння безвідносно до його якості (схожості насіння);

3) фактична продуктивність – кількість повноцінного непошкоджених насіння, що вступило в процес дисемінації і зберегло схожість до моменту початку проростання.

Ефективність процесу плодоношення можна оцінювати відсотком плодозав'язі (іноді його називають коефіцієнтом продуктивності). Він дорівнює відношенню кількості сформованих плодів до кількості квіток, вираженому у відсотках.

У період формування плодів і насіння в них концентрується велика кількість поживних речовин, тому вони притягають найрізноманітніших фітофагів. Ушкодження насіння і плодів фітофагами є одним з найважливіших наслідків зниження можливої потенційної насінної продуктивності в рослин.

Для цвітіння і плодоношення рослин властива періодичність, яка полягає в тому, що в окремі роки цвітіння і плодоношення щедріше, а в інші – мізерне. Зазвичай роки щедрого цвітіння і плодоношення (врожайні роки) розділяються інтервалом в 3–5 років. Вони найбільш помітні в деревних рослин, але досить характерні й для багаторічних трав. У складніших

екологічних умовах контрасти між звичайними і насінними роками виявлені сильніше.

Дисперсія плодів і насіння. Процес поширення насіння і плодів визначають термінами дисперсія або дисемінація. На відміну від тварин для рослин дисемінація є ключовим, критичним чинником їх розселення. Дорослі рослини нерухомі і їх територіальне поширення можливе тільки завдяки одного механізму – дисемінації. Тільки рослини з вегетативним розмноженням можуть додавати до цього механізми розселення за рахунок вегетативних зародків різного типу, але за швидкістю розповсюдження по території це менш ефективний механізм. У зв'язку з цим дисемінації плодів і насіння присвячена численна література.

Подібно до запилення, дисперсія насіння, крім випадків автохорії, пов'язана з посередниками. Агенти дисперсії різноманітні: вітер, вода, різні групи тварин. На цьому заснована класифікація форм поширення насіння і плодів. Важливою проблемою є дальність поширення діаспор. У літературі наводяться дані про рознесення діаспор на сотні і тисячі кілометрів. Але фактично для реального розселення рослин й успішного закріплення такі рознесення не відіграють значної ролі, оскільки більшість насіння і плодів розноситься будь-якими механізмами на відстань порядку не більше декількох кілометрів.

Винятком є антропогенно обумовлена дисперсія, коли внаслідок діяльності людини значна кількість насіння розноситься на великі відстані. Це призвело до виникнення серйозної та практично важливої проблеми – появи інвазивних видів рослин.

Для самовідновлення лісових трав, як і інших видів рослин, процес дисперсії насіння важливий не менше, ніж інші етапи репродуктивного процесу. Головний чинник для розмноження – це кількість виробленого повноцінного насіння. Вона обчислюється кількістю насіння, виробленого на особину, хоча з екосистемного погляду важливішим є кількість діаспор, що припадає на одиницю площі популяційного поля або на одиницю території лісової екосистеми. При цьому слід враховувати дві складові цього процесу: відстань, на яку розноситься насіння, і напрям їх рознесення. Перша складова вивчена набагато краще.

Спокій і проростання насіння. Після закінчення дисперсії частина насіння стає готовою до негайного проростання. В інших виражений період так званого органічного спокою, коли завершується повне визрівання насіння. Для проростання насіння, крім його внутрішньої гормональної готовності, важливі зовнішні чинники. Основний пусковий механізм для проростання насіння – це температура. Проте в реальних природних умовах на проростання впливає весь комплекс екологічних чинників. Значний вплив справляють алелопатично активні речовини підстилки і ґрунту.

Дуже важливим для виживання сходів є термін проростання насіння і характер цього процесу. За Е. Солсбері (Salisbury, 1929), основними є три варіанти проростання насіння: 1) одночасне, масове; 2) поступове, розтягнуте на тривалий період; 3) переривчасте, порційне, коли проростання має місце в певні два-три терміни упродовж вегетаційного періоду.

Для порівняння екологічних умов проростання насіння різних видів рослин Ю.А. Злобін (1977) запропонував поняття про «екологічний ареал проростання насіння». Так, за його даними, ареал проростання насіння ялини становить 82,2% екологічного ареалу проростання насіння сосни звичайної. Встановлення ареалів проростання насіння лісових трав є зручним і інформативним інструментом для аналізу тих чинників середовища, які справляють найбільший вплив на процес проростання насіння.

Грунтові банки діаспор. *Банком діаспор або насіння* називають запас життєздатного насіння в ґрунті, який зберігається впродовж кількох років. Види рослин за здатністю створювати банки насіння в ґрунті умовно можна поділити на дві групи: одні здатні створювати такі банки насіння, інші – ні. До складу ґрунтового банку входить насіння (діаспори) різного походження: 1) автохтонні, які потрапили в ґрунт з плодоносних рослин сучасного фітоценозу; 2) реліктові, які належать рослинам колишнього фітоценозу, що існував раніше на цій території; 3) заносні (інвазивні), які занесені різними способами ззовні (вітром, водою, тваринами і т. ін.).

Аналіз літературних даних показав, що в ґрунтах природних лісових фітоценозів чисельність живого насіння варіює в дуже широких межах – від 250 до 20 940 шт./м². За підрахунками В.В. Петрова (1989), у багатьох випадках чисельність насіння у хвойних лісах менша, ніж у широколистяних. У мало порушених вікових хвойних і широколистяних лісах загальна чисельність насіння в ґрунті приблизно однакова і порівняно невелика (близько 1000 шт. на 1 м²).

При природному опаданні насіння і будь-якому способі занесення воно спочатку виявляються на поверхні лісової підстилки (або мінерального ґрунту, якщо підстилка не розвинена). У корінних хвойних угрупованнях банк насіння майже повністю (до 99%) зосереджений у підстилці. Тільки пізніше насіння може переміститися в глибші шари ґрунту. Його переміщення відбувається пасивно. Насіння може проникати в глибші шари ґрунту й іншими способами: завдяки риючій діяльності дрібних хребетних тварин.

Між видовим складом насіння в ґрунті і видовим складом рослин у лісі засвідчується суттєва невідповідність. З одного боку, у ґрунті може міститися насіння багатьох рослин, які відсутні нині в лісі, з іншого – у ґрунті немає насіння багатьох рослин, які входять до складу сучасного

лісового фітоценозу. Особливості ґрунтового банку насіння (загальна чисельність насіння, його видовий склад тощо) визначаються не лише екологічними особливостями місця життя, але також ступенем порушеності лісу в минулому господарською діяльністю людини (Болдырев, 1997). Деревя – едифікатори корінних угруповань ґрунтового банку насіння не утворюють за винятком ялини (Гусева, 1991). Банк насіння лісових фітоценозів формується, переважно, трав'янистими видами рослин.

За значущістю насінної репродукції корисно використати таку класифікацію видів рослин з поділом їх на чотири категорії (Кессел, 1982):

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 рухливі 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, що беруть участь у репродукції. Здатність стійко існувати в певних типах фітоценозів і заселяти співтовариства сукцесійного статусу цілком визначається не лише екологією дорослих особин, але передусім процесами дисперсії діаспор, збереження їх життєздатності і здатністю формувати сходи (Verheyen et al., 2004).

4.2. Репродуктивний процес у лісоутворювальних деревних порід північного сходу України

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 (Харченко, 2012). 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 насіннєвості за роками в деревних порід варіює. Періодичність насіннєвості – це одна з біологічних особливостей, пов'язаних передусім з витратою великої кількості запасів пластичних речовин при формуванні щедрого урожаю.

Облік урожаю насіння і плодів дерев проводиться за шестибальною шкалою В.Г. Каппера:

0 – неврожай, шишок, плодів або насіння немає;

1 – дуже поганий врожай, шишки, насіння або плоди в невеликих кількостях на деревах, що ростуть по узліссях, на поодиноких деревах і в невеликій кількості в деревостанах;

2 – слабкий врожай, досить задовільне плодоношення на деревах, що вільно стоять, на деревах по узліссях і слабше в деревостанах;

3 – середній врожай, задовільне плодоношення на деревах, що ростуть по узліссях, на деревах, що вільно стоять, і задовільне – у середньовікових і стиглих деревостанах;

4 – добрий врожай, щедre плодоносіння на узліссях, на деревах, що вільно стоять, і добре – у середньовікових і стиглих деревостанах;

5 – дуже добрий врожай, щедre плодоносіння як на узліссях і деревах, що вільно стоять, так і в середньовікових і стиглих деревостанах.

Насіннєвість 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 дерева. Для стійкої насіннєвості 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 досягають змужнілості світлолюбні породи. З віком урожайність підвищується, що пов'язане не лише зі зміною фізіологічного стану дерев, й зі збільшенням розмірів крон і кількості плодоносних паростків.

Більшість основних лісоутворювальних порід – рослини однодомні. Проте такі породи, як сосна, ялина, модрина, можуть бути фізіологічно жіночими і чоловічими. Найбільший урожай дають дерева жіночого типу та двостатеві.

Різні деревні породи досягають віку поновлювальної стиглості в різний час: дуб – у 60–80 років, граб – у 20, ясен – у 40–50, клен гостролистий – у 40–50, береза – у 20–25, липа – у 20–30, сосна – у 40–50, ялина в 40–60 років.

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 тринадцятому місяці 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 (Некрасова, 1960).

Як правило, найбільш якісне насіння обпадає ближче до материнського дерева. Це ілюструють дані за схожістю, енергією проростання і часткою порожнього насіння в *Pinus sylvestris*. Усі ці три показники знижуються тим більше, чим далі поширюється насіння від материнського дерева (рис. 4.1).

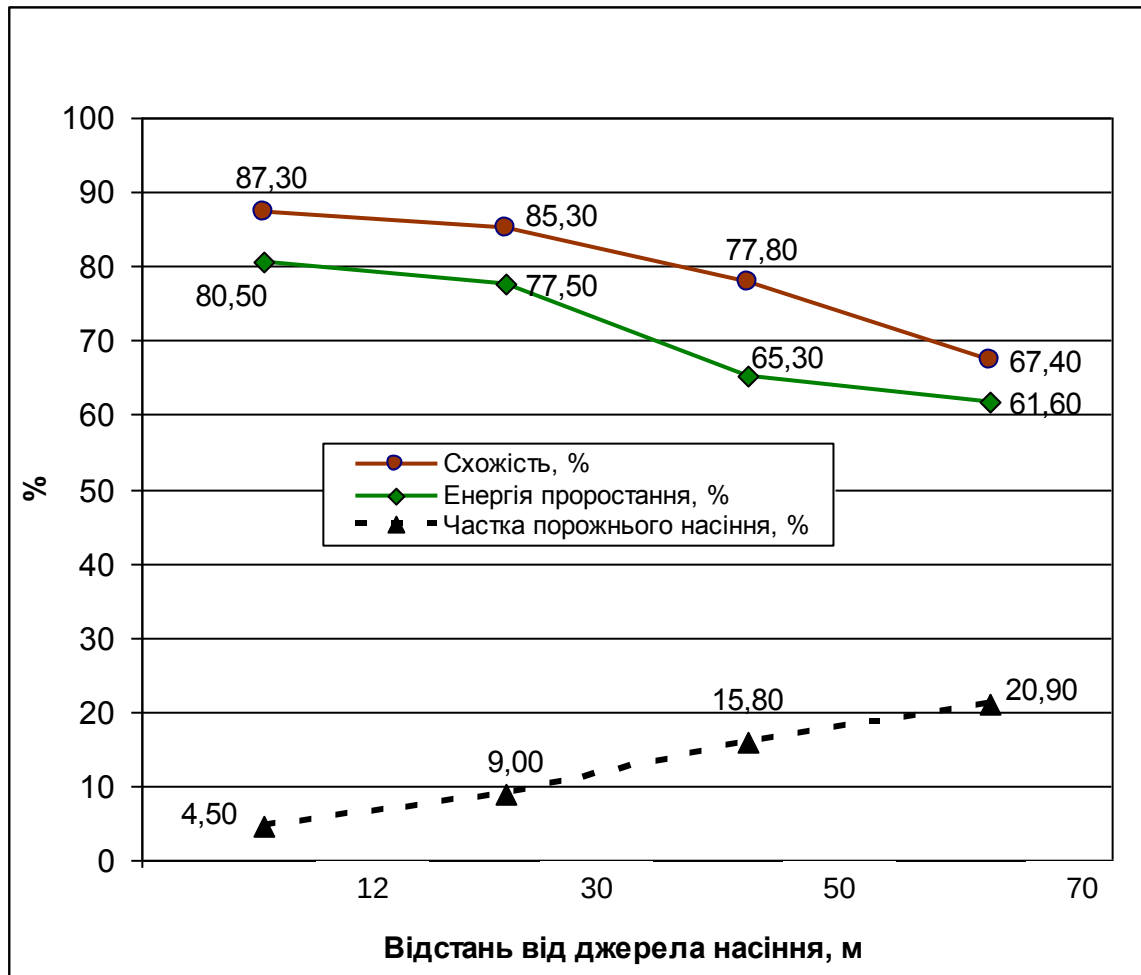


Рис. 4.1. Зміна якості насіння сосни звичайної залежно від відстані до материнського дерева (за С.А. Денисовим, за матеріалами сайту <http://csfm.marstu.net/elearning/vozobnovlenie/text/3.1.html>)

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 обсіменіння. 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. У її квітках нектар виділяється спеціальною нектароносною тканиною (основною 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 життєдіяльними, пружними і містили в собі достатню кількість води. Поширення дозрілого насіння липи відбувається за допомогою вітру, особливо по сніговому насту, а також тваринами (гризунами) або птахами. 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 переважає вплив зимових морозів.

У ясена звичайного плід – односім'яна довгаста крилатка. Плоди дозрівають пізно восени і частиною 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, умови проростання 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 звичайною (рис. 4.2).

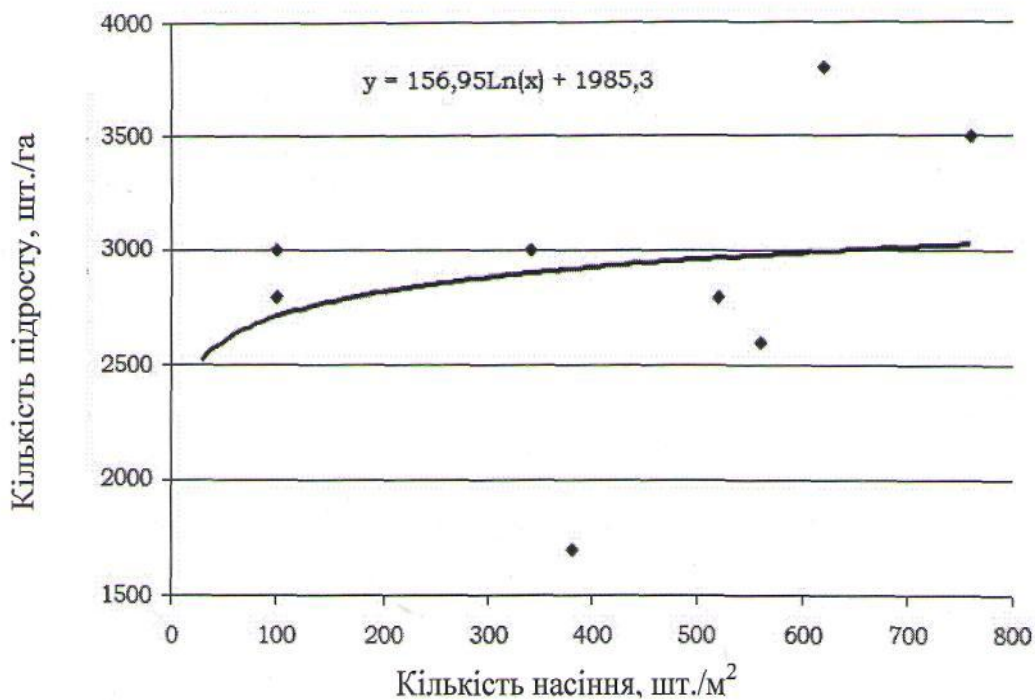


Рис. 4.2. Залежність кількості підросту ялини від розміру ґрунтового банку насіння (за Шаньгіним, Феклістовим, 2011)

У цілому, завдяки м'яким кліматичним умовам, характерним для північного сходу України порівняно з зоною хвойних лісів Євразії для цвітіння і плодоношення 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.

4.3. Особливості репродукції трав і чагарничків у лісових фітоценозах

У лісових трав і чагарничків існує дві основні форми розмноження: насінне (або спорами у спорових рослин) і вегетативне. Особливостям життєвого циклу і репродукції цієї групи рослин присвячені три спеціальні огляди (Bierzychudek, 1982; Whigham, 2004; Коваленко, 2005).

Лісові трави і чагарнички внаслідок високої видової різноманітності характеризуються великою різноманітністю способів запилення і поширення насіння (Persival, 1965). Проте в певному розумінні характер репродукції рослин нижнього лісового ярусу є контрастом по відношенню до репродукції лісоутворювальних деревних порід. У запиленні в трав і чагарничків 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 полягає в відсутності вузької спеціалізації процесу запилення. Квіти зазвичай білі або світлих тонів, найчастіше актиноморфні, так що отримання нектару й поширення пилку доступне комахам з різною формою тіла і різного розміру. Близько 40% видів лісових трав лісових екосистем помірного поясу мають автогамію (Barrett, 1987). Але здебільшого дослідники реєструють дефіцит запилення в лісових трав як одну з ключових причин низького рівня плодоносіння.

Дж. Далгрен (Dahlgren, 2007) 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'язі залежить від нестачі запилення (Ghazoul, 2005). Дефіцит пилку, як показали дані Т. Асман зі співавторами (Ashman, 2004), 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. Це важлива адаптаційна ознака, що дозволяє рослинам підвищувати шанси на досить повне запилення квіток. Для прикладу на рис. 4.3 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 коригувальнуючу дію, згідно з М. Феннером (Fenner, 1998), справляє структурна мозаїчність фітоценозу. Відіграє роль і мозаїчність самого трав'яно-чагарничкового ярусу.

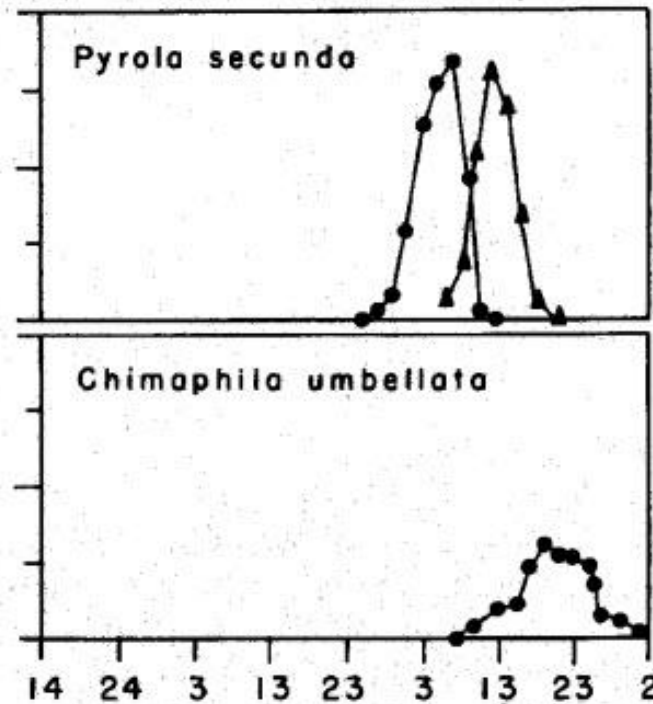


Рис. 4.3. Криві цвітіння двох видів лісових трав. На горизонтальній осі календарні терміни, на вертикальній – відсоток квітучих рослин (верхня позначка відповідає 100%) (за: Helenurm et al., 1987)

У ретельно проведеному дослідженні Р. Брісом зі співавторами (Brys, 2008) підраховувалися відвідування комахами-запилювачами квіток лісової трав'янистої рослини *Listera ovata* в популяціях з різною кількістю особин. Виявилося, що до певного кількісного порогу кількість особин у популяції кількість відвідувань квіток запилювачами збільшувалася, що вказує на перевагу вибору комахами місць з підвищеною концентрацією запилюваних ними рослин. Однак після досягнення певного порогу кількості особин *Listera ovata* відвідуваність квіток запилювачами знижувалася. Це було простим наслідком дефіциту опилувачів (рис. 4.4). 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.

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 (Taki, 2007).

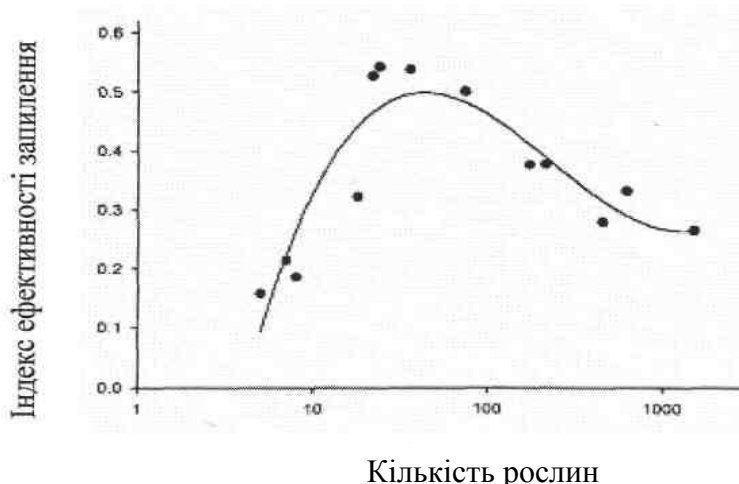


Рис. 4.4. Частота відвідування комахами-запилювачами квіток *Listera ovata* залежно від числа рослин в локальній популяції (по Брісу та ін., 2008)

Розмір насіння і плодів у лісових трав і чагарничків дуже різноманітний. Він варіює від великого до так званого пилоподібного насіння (представники сімейства орхідних). Відповідно варіює і запас поживних речовин у насінні (Шутов, 2000).

За способом поширення плодів і насіння в лісах, за підрахунками О.П. Семенової зі співавторами (2009), 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 життя 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 (1981) 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 (Zeipel, 2007).

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 (Палкіна, 1986). У циклі робіт В.В. Петрова (1981, 1983, 1986) 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.Є. Богданова (2007) у хвойно-широколистяному лісі Брянської області при вивченні насінного 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 (Злобин, 2000).

Важлива загальна особливість репродукції переважної більшості лісових трав полягає в здатності до вегетативного розмноження й формування клонів.

4.4. Значення вегетативного розмноження в рослин у лісах

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 виявилася найважливішим пристосуванням до виживання. У зв'язку з цим Р.Є. Левіна (1981) 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 (Bell, 1980).

Від вегетативного розмноження як біогеоценотичного процесу слід відрізняти 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, зберігаючи 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 (Jasquetun et al., 2006) 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.

4.5. Клони і клоноутворення

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. Стійкість клонів значною мірою визначається тим, що вони на перших етапах формування рамети отримують необхідні органічні речовини від генета і тому набагато стійкіші, ніж звичайні сходи і проростки. При цьому між клоновими рослинами з різними способами вегетативного розмноження (кореневища, вуса, столони, кореневі відростки та ін.) структура клонів, темпи їх формування і стійкість неоднакові (Коровкін, 2002).

Значне поширення в лісових екосистемах вегетативно рухливих рослин, які формують клони, настановлює на думку, що живий надґрунтовий покрив лісів мозаїчний, плямистий, нерівномірний (Чижикова, 1967). Клони – важливий структурний елемент трав'яно-чагарничкового ярусу лісових фітоценозів.

У житті кожного клона є кілька етапів у період їх становлення й розвитку. Це такі етапи (Миркин, 2001):

1. Ініціальний етап – на території клона переважають генети, а кількість раметів невелика.
2. Рівноважний етап – характеризується збільшенням у клоні кількості самостійних, повністю вкорінених і незалежних раметів при скороченні кількості генетів унаслідок природного самозріджування.
3. Етап старіння – у клоні знижується процес новоутворення раметів, і він поступово відмирає.

Структура клонів дуже різноманітна. Згідно з Ю.А. Злобіним (1997), клони поділяються на такі основні типи:

I. **Клон-особина.** У цьому разі рамети формуються як результат особливого типу галуження, пов'язаного з утворенням не лише пагінної структури з бічних гілок, й кореневої системи разом із самостійними органами репродукції. Наявність власної кореневої системи є основною відмінністю рамета від гілки. У клонів-особин рамети концентруються у безпосередній близькості від материнської особини і фізіологічно складають з нею одне ціле.

II. **Клон-група** – формується при вегетативному розмноженні материнської особини у разі розміщення дочірніх рослин у безпосередній близькості від неї. Клони-групи характерні для рихлокущових злаків та короткочореневищних видів. Унаслідок процесів партикуляції в таких

клонах може мати місце повна самостійність раметів, найбільш характерна для пізніх етапів їх великого життєвого циклу.

III. **Клон-поле** – це вершина вираженості клонової полімеризації і дезінтеграції. У цьому разі рамети утворюються в ході вегетативного розмноження шляхом формування довгих кореневищ, кореневих нащадків, вусів або інших подібних структур, для яких в англомовній літературі запропонований особливий термін *spracer*, – загарбник простору, у російськомовній – «побег расселения» (Злобин, 1961). Зв'язок раметів з материнською особою в цьому випадку має тимчасовий характер, вони досить швидко набувають повної самостійності.

Відповідно до типу клона в рослин чітко вирізняється рівень загальної фізіологічної інтеграції. У рослин категорії клон-особина вона найбільш виявлена й ефективна, зберігаючись на тривалий час, а в рослин категорії клон-поле фізіологічна інтеграція знаходиться на низькому рівні, рамети досить швидко вкорінюються і переходять повністю на самостійне живлення.

У рослин, що формують клони-поля, розміри клонів бувають великими і живуть вони достатньо довго. Так, Кук (Cook, 1983) описував клони *Calamagrostis epigeios* з діаметром 50 м і терміном існування 400 років і клони *Convallaria majalis* з діаметром 83 м у віці 670 років. Однак сучасні автори (DeWitt, 2010) мають сумніви щодо оцінок віку клонів у зв'язку з відсутністю надійної методики його визначення.

Закономірність, згідно якої об'єднання біологічних особин в групи (агрегація), з одного боку, посилює конкуренцію між групами за харчові ресурси і життєвий простір, але з іншого – збільшує здатність виживання групи особин у цілому. В англомовних джерелах цю закономірність зазвичай називають «Allee effect» – на ім'я американського зоолога, В. Аллі (1885–1955), що описав її в 1931 році.

За часів його досліджень вважалося, що процвітати повинна популяція з меншою кількістю особин, оскільки кожній з них будуть доступні більші ресурси. Тобто, популяція повинна рости повільніше, якщо кількість особин в ній більша, і швидше, – якщо число особин менше. Проте дослідження В. Аллі доводять, що в разі якщо чисельність популяції знижується, те саме відбувається і з кількістю можливих пар – тому і приріст відбувається повільніше.

Докладний аналіз формування й структури клонів був виконаний для модельної групи лісових трав і чагарничків. Перелік і основні особливості фітоценозів, у яких вивчалися клони модельних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу, наведений у табл. 4.1.

Aegopodium podagraria. Вивчення клонів *A. podagraria* подано в трьох асоціаціях (табл. 4.1).

Таблиця 4.1. Коротка геоботанічна характеристика лісових асоціацій за участю домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу

Номер і назва асоціації	Склад дерево- стану	Зімкне- ність дере- востану	Середній вік дере- востану, р	Середня висота дере- востану, м	Середнє проек- тивне покриття домінанта, %
<i>Aegopodium podagraria</i>					
I. Quercetum coryloso-aegopodiosum	6Д4С	0,7	79	27	55
II. Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum	7С3Д	0,6	61	27	60
III. Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum	6С4Б+Д	0,8	53	24	55
<i>Asarum europaeum</i>					
I. Quercetum coryloso-asarosum	8Д2С+Б	0,7	65	23	60
II. Pinetum coryloso-asarosum	9С1Д+Б	0,8	68	24	50
III. Querceto-Pinetum asarosum	6С4Д	0,5	59	22	65
<i>Carex pilosa</i>					
I. Querceto-Pinetum caricosum (pilosae)	6С4Д	0,6	48	20	65
II. Quercetum coryloso-caricosum (pilosae)	8Д2С	0,7	53	21	60
III. Betuleto-Quercetum coryloso-caricosum (pilosae)	6Д4Б	0,8	55	23	50
<i>Calluna vulgaris</i>					
I. Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum	8С2Б	0,5	48	20	30
II. Pinetum callunoso-hylocomiosum	10С+Б	0,5	50	21	25
III. Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum	9С1Д	0,4	45	18	35

Продовження табл. 4.1

Номер і назва асоціації	Склад дерево- стану	Зімкне- ність дере- востану	Середній вік дере- востану, р	Середня висота дере- востану, м	Середнє проек- тивне покриття домінанта, %
<i>Molinia caerulea</i>					
I. Pinetum myrtilloso-moliniosum	9C1Д+Б	0,6	52	23	55
II. Querceto-Pinetum franguloso-molinioso-hylocomiosum	7C3Д+Б	0,7	54	24	50
III. Betuleto-Pinetum moliniosum	8C2Д	0,4	49	20	65
<i>Stellaria holostea</i>					
I. Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum	7C3Д+Б	0,6	52	22	55
II. Quercetum coryloso-caricoso (pilosae)-stellariosum	8Д2С	0,7	55	24	50
III. Querceto-Pinetum stellariosum	6C4Д	0,5	51	21	60
<i>Vaccinium myrtillus</i>					
I. Pinetum myrtilloso-hylocomiosum	10C+Д	0,6	64	25	40
II. Pinetum molinioso-myrtillosum	10C	0,4	57	23	60
III. Querceto-Pinetum myrtillosum	7C3Д	0,7	55	18	50
IV. Betuletum molinioso-myrtillosum	8Б2С	0,5	59	20	55
V. Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum	7C3Б+Д	0,8	56	21	45
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>					
I. Pinetum vaccinioso-myrtillosum	10C+Б	0,4	51	22	40
II. Betuleto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum	6C4Б	0,6	50	24	45
III. Querceto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum	8C2Д+Б	0,7	55	25	50
IV. Pinetum vaccinioso-hylocomiosum	9C1Д	0,6	48	21	40

У самовідновленні популяцій *A. podagraria* в лісах національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» головну роль відіграє вегетативне розмноження. Наслідком є просторове розміщення парціальних пагонів навколо материнської особини. У результаті 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.

В усіх досліджуваних типах лісу яглицевий покрив є суцільним за рахунок змикання і взаємопроникнення клонів. Але в окремих місцях можна було знайти досить ізольовані один від одного клони *A. podagraria*. Вони мали округлу або амебоподібну форму. Було описано п'ять таких клонів у різних асоціаціях приблизно однакового розміру з радіусом 8–14 м кожний.

Під час аналізу результатів підрахунку кількості парціальних кущів *A. podagraria* на облікових ділянках по радіусу клону від його центру до периферії було встановлено (рис. 4.5 і 4.6), що щільність парціальних кущів по всій території клону приблизно однакова з невеликою тенденцією її зниження від 58 до 53 кущів на квадратний метр до периферії клону, що відповідає рівнянню регресії вигляду $y = 57,7 - 0,2x$. Таким чином, клони *A. podagraria* за структурою є, за визначенням Ю.А. Злобіна (1997), клонами-полями. Такі клони досить рівномірно заповнені парціальними кущами. Середня щільність парціальних кущів, характерна для вивчених лісових асоціацій, знаходиться на рівні 45–70 шт./м².

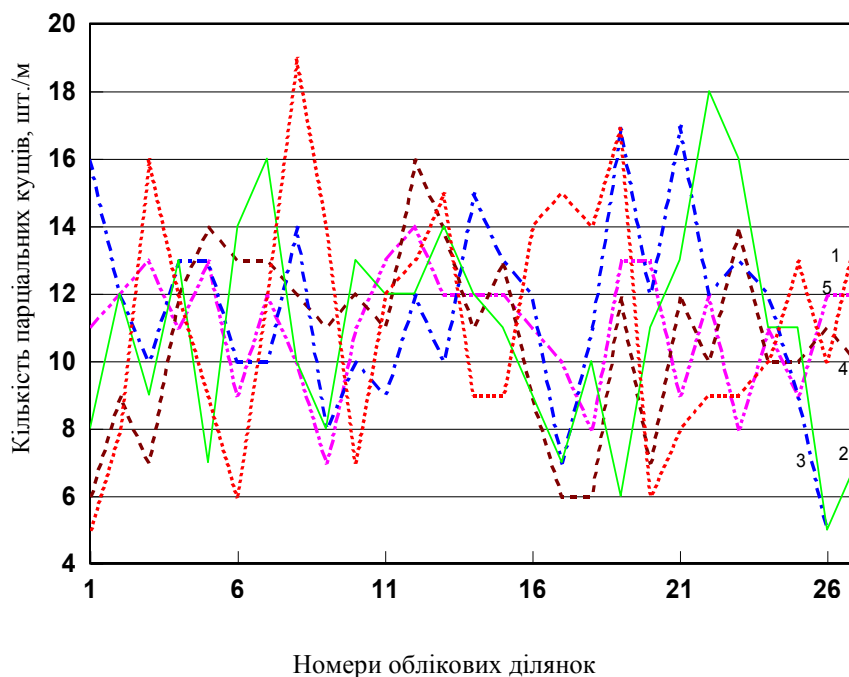


Рис. 4.5. Зміна кількості парціальних кущів *A. podagraria* на облікових ділянках від центру (зліва) до периферії клонів (1–5 – номери клонів)

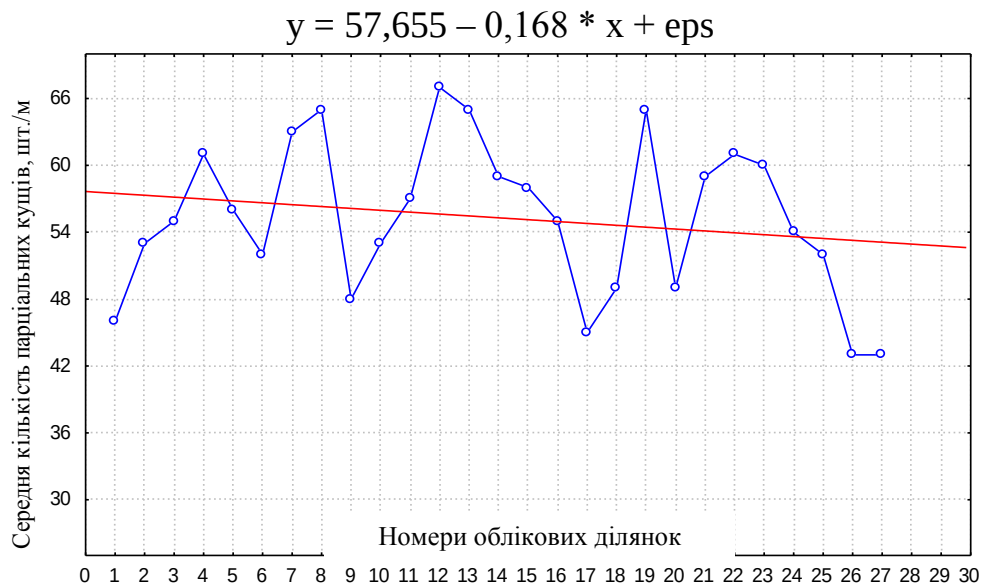


Рис. 4.6. Зміна середньої кількості парціальних кущів *A. podagraria* на ділянках від центру (зліва) до периферії клону

За співвідношенням парціальних кущів різного вікового стану клони істотно відрізняються один від одного, а в межах кожного клону розміщення кущів різного вікового стану не випадкове. Для оцінки загального вікового статусу клонів нами були розроблені з урахуванням підходів М.В. Глотова (1998) три нові індекси: індекс відновлювання ($I_{\text{віднов.}}$), індекс старіння ($I_{\text{стар.}}$) та індекс генеративності ($I_{\text{генер.}}$) Вони обчислювались за такими формулами:

1. *Індекс відновлювання* – як відношення передгенеративних парціальних кущів до загальної їх кількості:

$$I_{\text{віднов.}} = \frac{\sum_{i=1}^{p-v} n_i}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i} \cdot 100, \quad (4.1)$$

де $p \dots s$ – вікові стани парціальних кущів у стандартних позначеннях.

2. *Індекс старіння* – як відношення парціальних кущів вікових станів g_3 , ss і s до загальної їх кількості:

$$I_{\text{стар.}} = \frac{\sum_{i=1}^{g_3-s} n_i}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i} \cdot 100, \quad (4.2)$$

3. *Індекс генеративності* – як відношення кількості генеративних парціальних кущів до їх загальної кількості:

$$I_{\text{генер.}} = \frac{\sum_{i=1}^{g_1-g_3} n_i}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i} \cdot 100, \quad (4.3)$$

Результати цих обчислень наведені в табл. 4.2.

Таблиця 4.2. Віковий статус клонів *A. podagraria* у лісових асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Клони	I _{віднов}	I _{стар}	I _{генер}
1	61,3	12,5	31,8
2	29,9	20,8	65,3
3	26,2	16,5	65,4
4	67,8	7,3	29,8
5	28,9	37,5	54,2

Клони № 4 і № 1 можна оцінити як молоді: у них абсолютно переважають і складають більше 50% парціальні кущі передгенеративного вікового стану. Клони № 2 і № 3 є середньовіковими. У цих двох клонах найвища генеративність (більше 60%) і кущів до- і післягенеративного стану приблизно порівну. Клон № 5 з усіх вивчених найстаріший: у нього найвищий індекс старіння й у порівнянні із середньовіковими клонами знижена генеративність.

У розподілі парціальних кущів *A. podagraria* по площі клонів зафіксовано певну закономірність. У молодих клонів (як приклад розглядається клон № 4, рис. 4.7) переважають передгенеративні парціальні кущі, лінія регресії індексу відновлювання лежить вище, ніж лінія регресу для індексу старіння. Передгенеративні парціальні кущі 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.

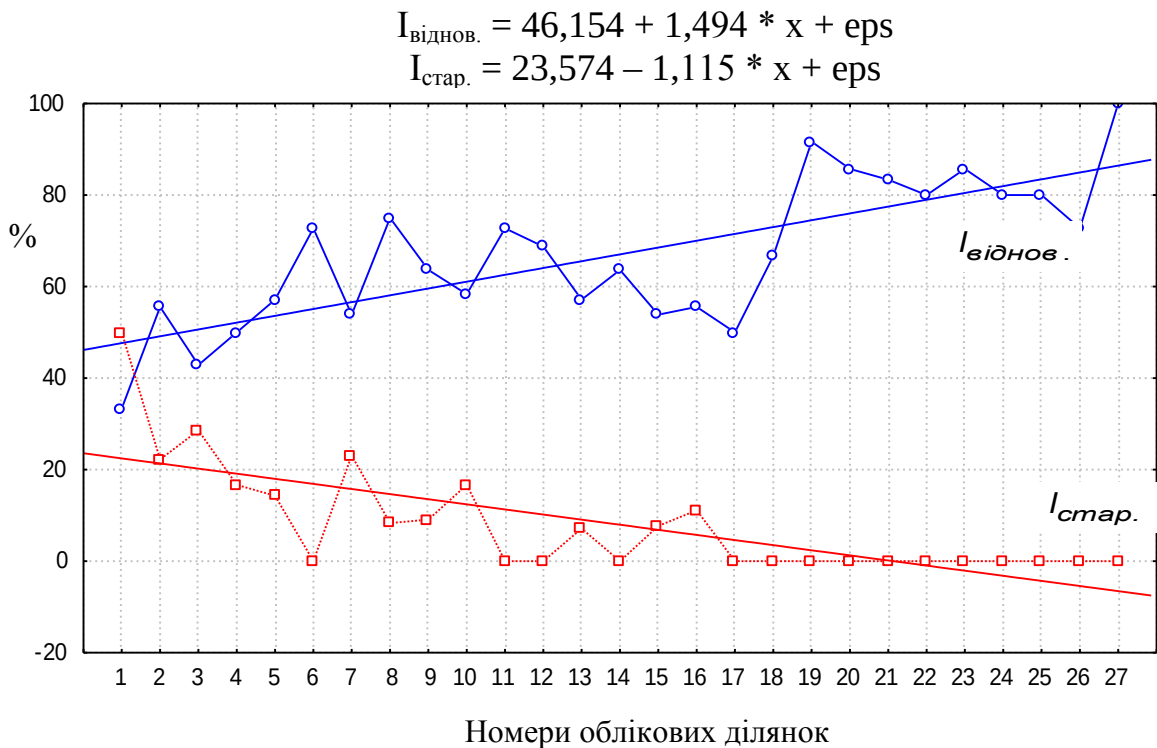


Рис. 4.7. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних кущів *A. podagraria* в клоні № 4

Старіші клони, які можна оцінити як середньовікові (клон № 2, рис. 4.8), відрізняються перетинанням ліній регресії для індексу відновлювання й індексу старіння в проміжній частині клону, так що в самому центрі клону субпопуляція парціальних кущів *A. podagraria* складена в основному генеративними і післягенеративними парціальними кущами яглиці, тоді як на периферії післягенеративних парціальних кущів майже немає. Тут домінують передгенеративні парціальні кущі. У ще більш старих клонах (клон № 5, рис. 4.9) значення індексу старіння в середньому вище на всіх майданчиках за радіусом клону, ніж значення індексу відновлювання. Перша з цих ліній регресії лежить вище, ніж друга. 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 Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» не були виявлені, абсолютно переважають старіючі парціальні кущі, клон поступово відмирає повністю.

$$I_{\text{віднов.}} = -3,94 + 2,568 * x + \text{eps}$$

$$I_{\text{стар.}} = 29,668 - 0,676 * x + \text{eps}$$

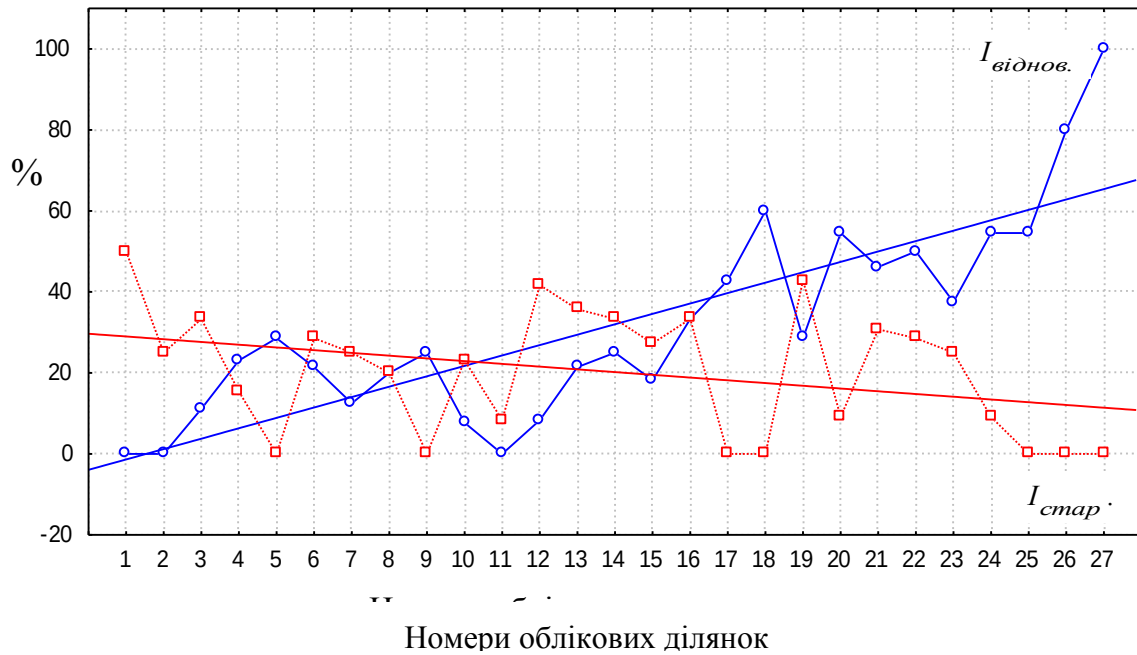


Рис. 4.8. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних куців *A. podagraria* в клоні № 2

$$I_{\text{віднов.}} = 25,809 + 0,271 * x + \text{eps}$$

$$I_{\text{стар.}} = 36,827 + 0,04 * x + \text{eps}$$

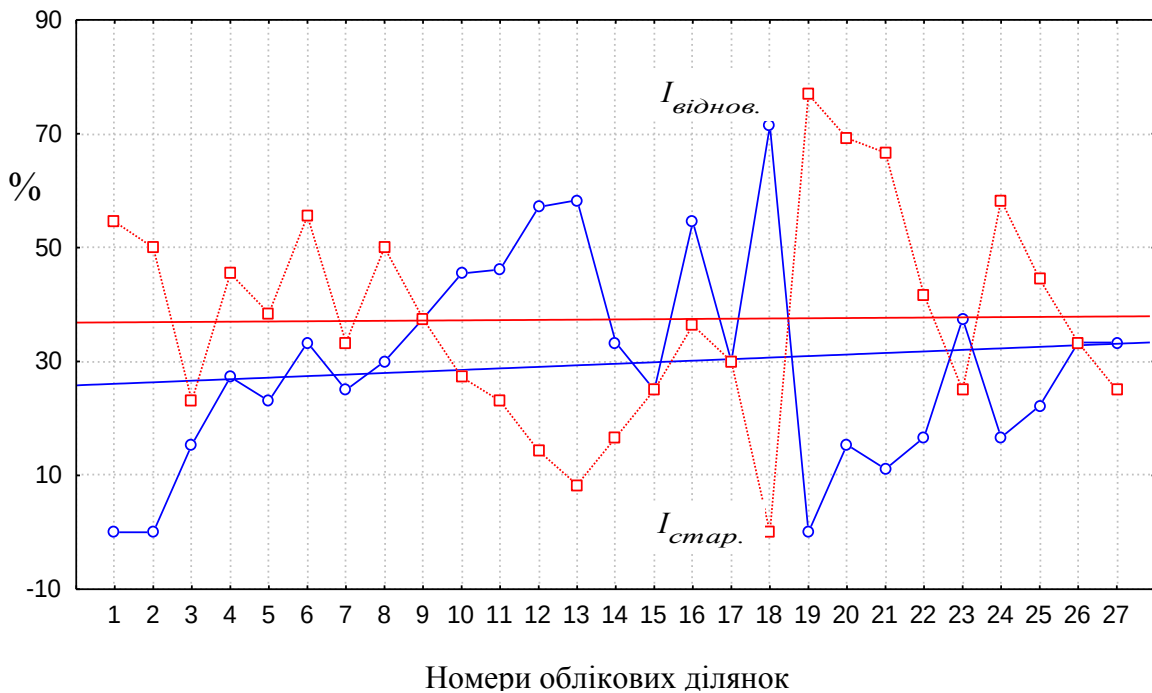


Рис. 4.9. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних куців *A. podagraria* в клоні № 5

Розроблений нами метод оцінки віковості клонів з обчисленням індексів відновлювання і старіння дозволяє проводити внутрішнє зонування клонів з поділом площі клону на три концентричні зони: центральну, проміжну й периферичну. Межі між ними, звичайно ж, мають розмитий характер, але самі зони суттєво відрізняються одна від одної. Даний чинник видно з таблиці додатку А.1, в якій подається розподіл п'яти вивчених клонів на три концентричні зони і показана пайова частка (у відсотках) парціальних кущів різного вікового стану в кожній з них.

У результаті узагальнення популяційних досліджень *A. podagraria* у лісових екосистемах було створено три моделі варіанту будови клонів, які відрізняються співвідношенням парціальних кущів різного вікового стану та їх положенням (рис. 4.10). У середньому швидкість розростання клонів *A. podagraria* в умовах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» 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.

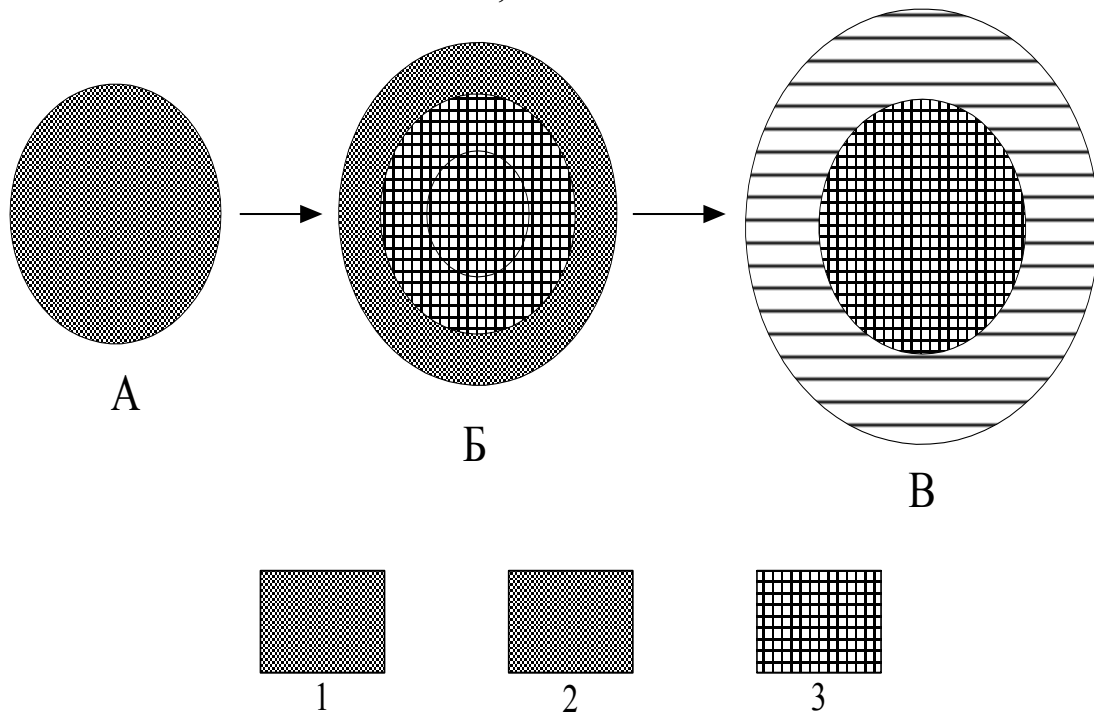


Рис. 4.10. Схема моделей будови клонів *A. podagraria* на різних етапах розвитку: А – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні парціальні кущі; Б – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні, віргінільні, генеративні та післягенеративні парціальні кущі; В – клон, у побудові якого беруть участь парціальні кущі віргінільного, генеративного та післягенеративного вікових станів. 1 – сукупність парціальних кущів інвазійного типу; 2 – сукупність парціальних кущів нормального типу; 3 – сукупність парціальних кущів регресивного типу

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 (1985). Узагалі клони цього виду добре розростаються лише за досить високого освітлення (Михайлова, 2006).

***Asarum europaeum*.** Клони *A. europaeum* вивчалися в трьох асоціаціях (табл. 4.1).

У самовідновленні *A. europaeum* у лісових екосистемах головну роль відіграє вегетативне розмноження. Його наслідком є просторове розміщення монокарпічних пагонів (парціальних кущів) навколо первинного парціального куща. У результаті утворюються компактні зарості копитняка (клони). Клон *A. europaeum* складається з парціальних кущів, що становлять собою моноциклічні пагони, які нарастають акросимподіально.

Описано шість ізольованих клонів *A. europaeum* у різних асоціаціях. Вони мали округлу або овально-витягнуту форму.

При аналізі результатів підрахунку кількості парціальних кущів *A. europaeum* на облікових ділянках по радіусу клону від його центру до периферії було встановлено (рис. 4.11), що вона індивідуальна й залежить як від розміру, так і від віку клону. На відміну від клонової структури яглиці 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 $y = 28,5 - 1,2x$ (рис. 4.12). У клонів діаметром 6–9 метрів від центру клону до периферії щільність парціальних кущів знижується приблизно з 90–100 до 28–30 шт./м². Таке розходження в закономірностях утворення клонів, як і у *A. podagraria*, може бути обумовлене значними відмінностями морфології й анатомії листків. У *A. europaeum*, на відміну від *A. podagraria*, вони товсті, шкірясті і майже світлонепроникні.

У співвідношенні парціальних кущів різного вікового стану клони істотно відрізняються один від одного, а в межах кожного клону розміщення кущів різного вікового стану не випадкове. Для оцінки загального вікового статусу клонів *A. europaeum* нами були використані індекси відновлювання ($I_{\text{віднов.}}$), старіння ($I_{\text{стар.}}$) і генеративності ($I_{\text{генер.}}$) клону, формули для обчислення яких були наведені вище.

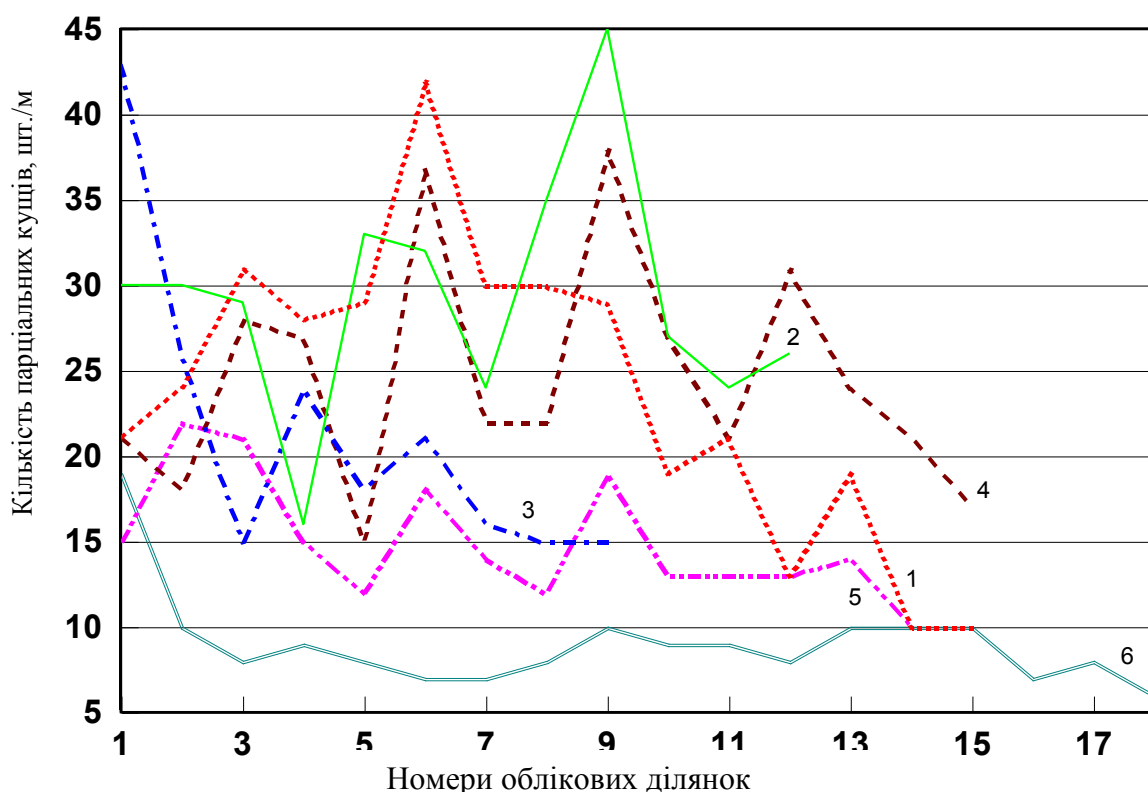


Рис. 4.11. Зміна кількості парціальних кущів *A. europaicum* на облікових майданчиках від центру (зліва) до периферії клонів (1–6 – номери клонів)

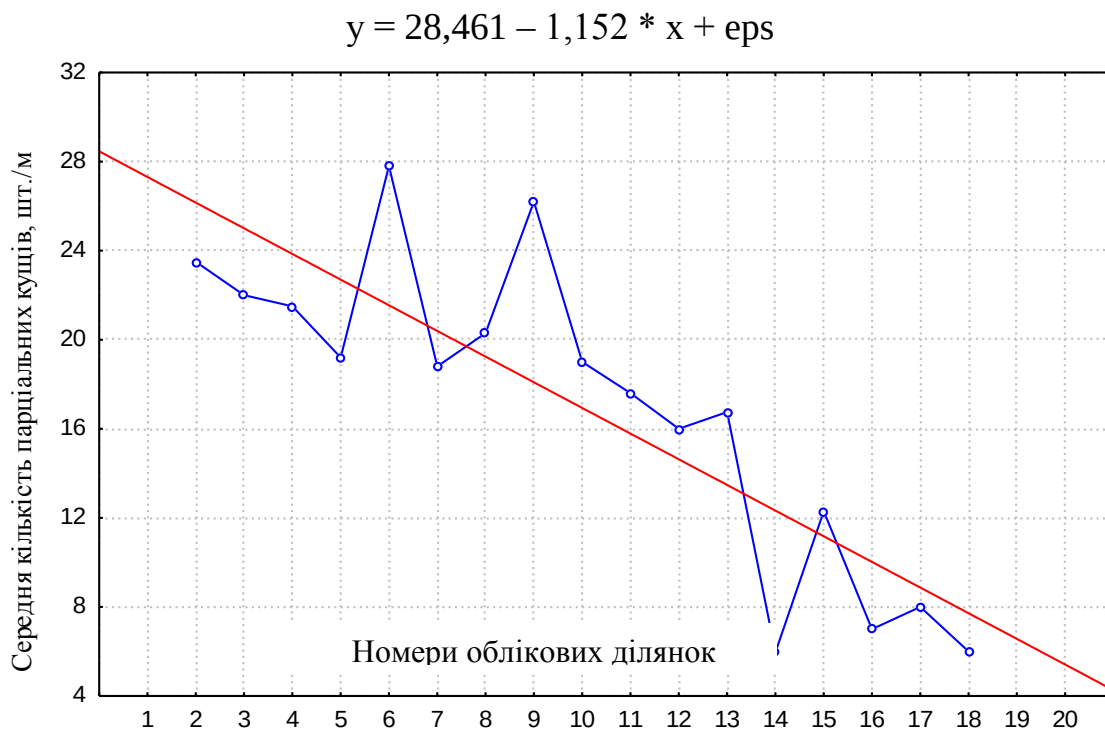


Рис. 4.12. Зміна середньої кількості парціальних кущів *A. europaicum* на майданчиках від центру (зліва) до периферії клону

Клони № 1 і № 3 можна оцінити як молоді: у них абсолютно переважають і становлять більше 70–80% парціальні кущі догенеративного вікового стану. Клони № 2, 4 і 6 є середньовіковими. У цих трьох клонів найвища генеративність (більше 50%), а кущів до- і післягенеративного стану приблизно порівну. Клон № 6 з-поміж вивчених найстаріший: у нього найвищий індекс старіння (37,5%) і порівняно з середньовіковими клонами, знижена генеративність (табл. 4.3).

Таблиця 4.3. Віковий статус клонів *A. europaeum* у лісових асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Клони	I _{віднов.}	I _{стар.}	I _{генер.}
1	86,7	3,9	11,7
2	34,1	1,6	65,4
3	69,3	6,7	27,4
4	38,6	3,9	60,1
5	28,9	37,5	54,2
6	26,4	17,1	71,1

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

Залежно від віку клону копитняка в ньому відбуваються закономірні зміни щодо територіального розподілу парціальних кущів. У молодих клонах (клон № 1, рис. 4.13) по всій площі переважають передгенеративні парціальні кущі, лінія регресії індексу відновлювання лежить набагато вище, ніж лінія регресії індексу старіння. Передгенеративні парціальні кущі порівняно з парціальними кущами інших вікових станів частіше за все зустрічаються по всій площі клону. Кущів вікового стану g3, ss і s не зафіксовано.

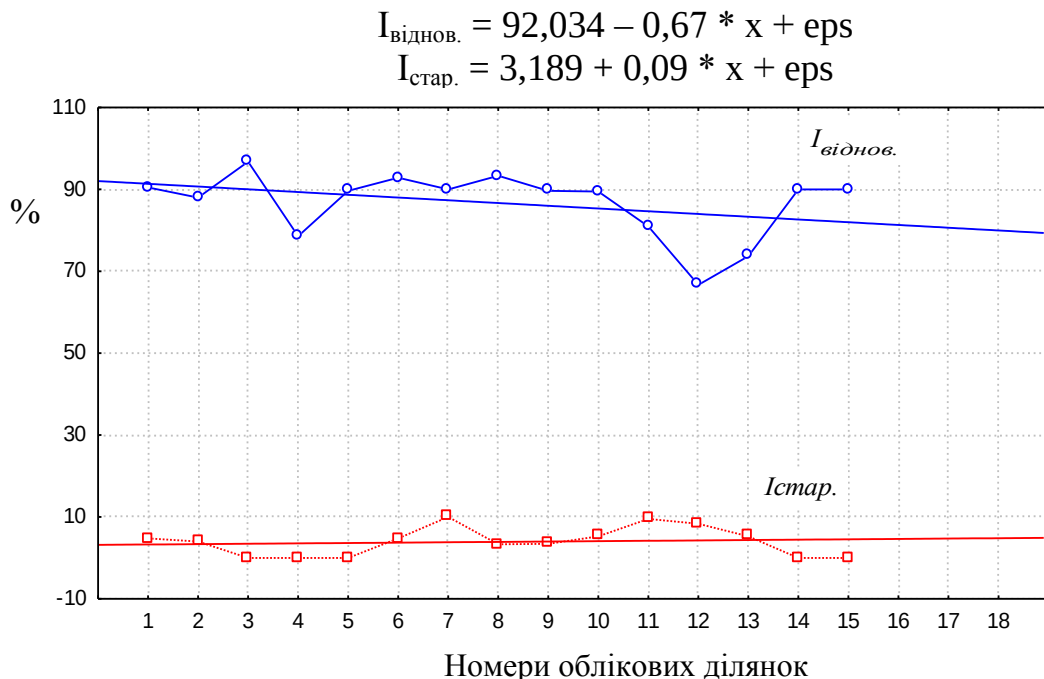


Рис. 4.13. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних кущів *A. europaеum* у клоні № 1

Середньовіковий (клон № 6, рис. 4.14), відрізняється зниженням інтенсивності процесу формування нових парціальних кущів і посиленням процесу їх старіння. Лінія регресії індексу відновлювання лежить на рівні 15–10% – розташована набагато нижче від лінії регресії індексу старіння, у середньому має значення на рівні 50%.

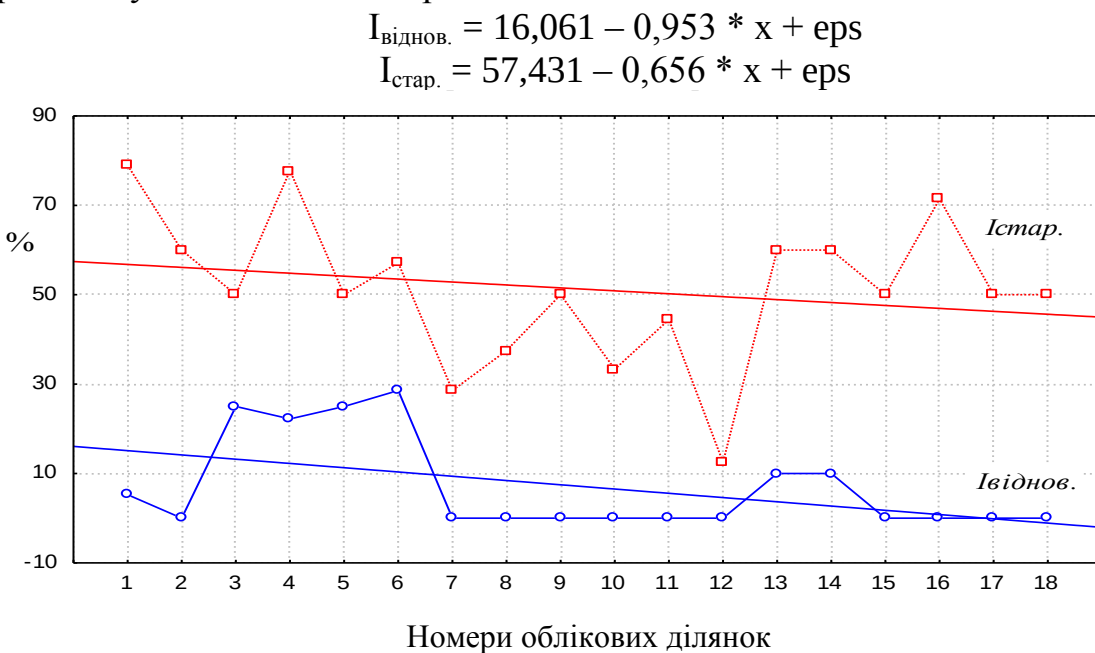


Рис. 4.14. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних кущів *A. europaеum* у клоні № 6

У старіших клонах (клон № 5, рис. 4.15) значення індексу старіння в середньому вище на всіх майданчиках по радіусу клону, ніж значення індексу відновлювання. Можна вважати, що в ще старіших клонах копитняка, які в лісах національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» не були виявлені, абсолютно переважають старіючі парціальні кущі, клон поступово повністю відмирає.

$$I_{\text{віднов.}} = 19,158 + 0,968 * x + \text{eps}$$

$$I_{\text{стар.}} = 5,157 + 1,587 * x + \text{eps}$$

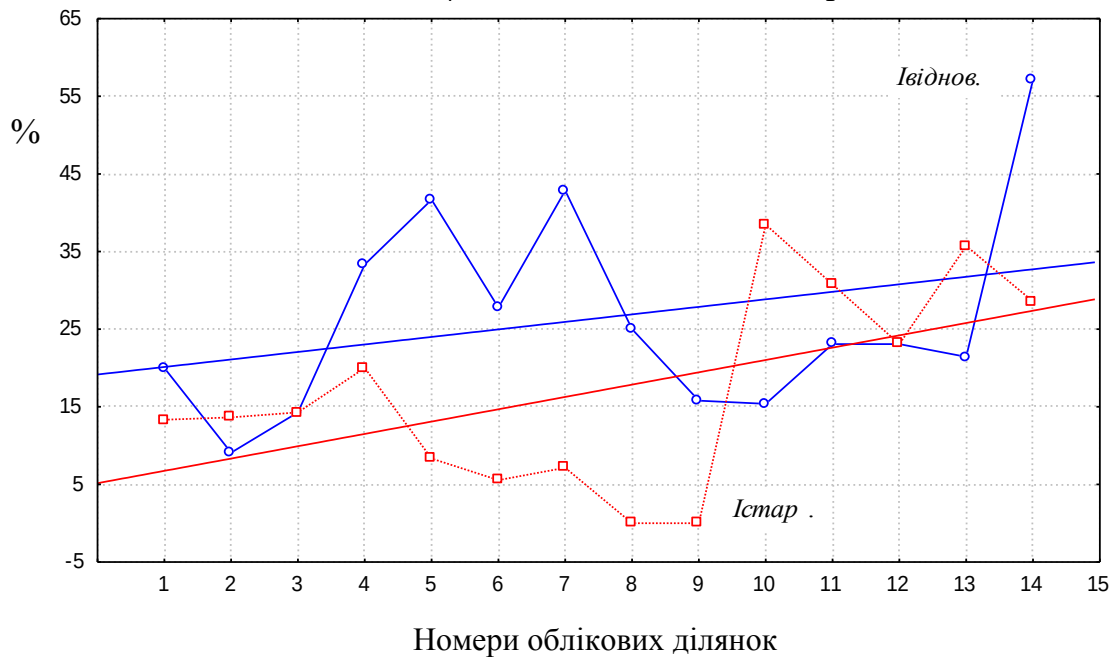


Рис. 4.15. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних кущів *A. europaеum* у клоні № 5

Розроблений нами метод оцінки віковості клонів дозволяє, як і у випадку з клонами *A. podagraria*, здійснювати внутрішнє зонування клонів копитняка з поділом площі клону на три концентричні зони: центральну, проміжну й периферійну (додаток А.2). У результаті узагальнення популяційних досліджень будови клонів *A. europaеum* у лісових екосистемах було створено три моделі варіанту будови клонів, які відрізняються за співвідношенням парціальних кущів різного вікового стану і їх становищем (рис. 4.16). Захоплення нової території за рахунок клонуутворення у *A. europaеum* здійснюється повільно. Головним для нього в цьому плані є насінне розмноження.

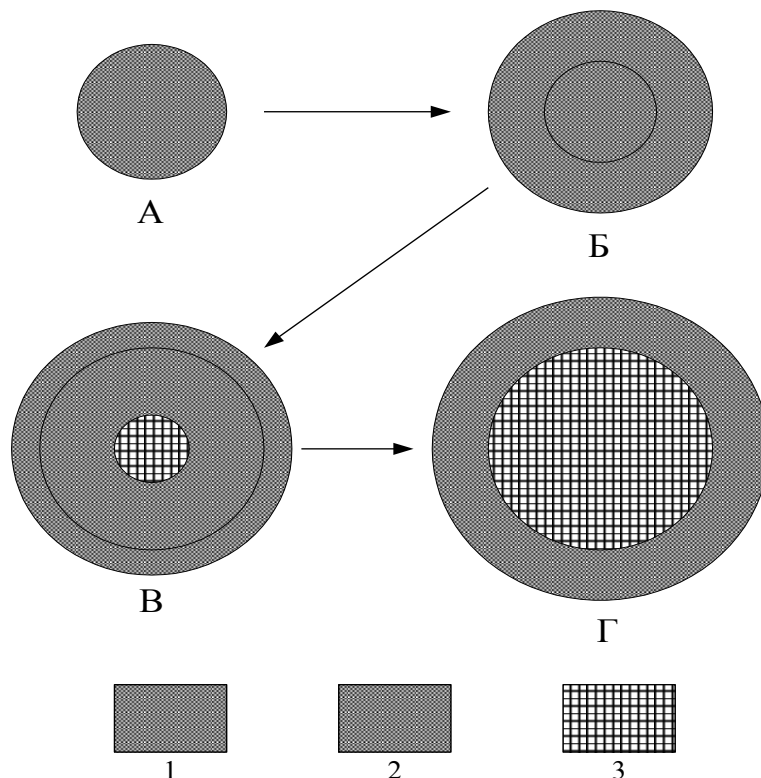


Рис. 4.16. Схема моделей будови клонів *A. europaeum* на різних етапах розвитку: А – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні парціальні кущі; Б – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні, віргінільні та генеративні парціальні кущі; В – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні, віргінільні, генеративні та післягенеративні парціальні кущі; Г – клон, у побудові якого беруть участь парціальні кущі віргінільного, генеративного та післягенеративного вікових станів. 1 – сукупність парціальних кущів інвазійного типу; 2 – сукупність парціальних кущів нормального типу; 3 – сукупність парціальних кущів регресивного типу

***Carex pilosa*.** Вивчення клонів *C. pilosa* здійснене в трьох асоціаціях (табл. 4.1).

У самовідновленні *C. pilosa* у лісах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» головну роль відіграє вегетативне розмноження, яке полягає у своєрідній партикуляції – поділі материнської багатокущової особини на кілька дочірніх. Відокремлюються не поодинокі парціальні кущі, а системи парціальних кущів, пов'язані між собою підземними пагонами. У сукупності такі особини складають клони.

Виділено п'ять ізольованих клонів *C. pilosa* у різних асоціаціях. Від центру до периферії, як в окремих клонів осоки (рис. 4.17), так і в середньому для всіх вивчених клонів (рис. 4.18), щільність парціальних кущів різко (у 3–4 рази) знижується. Такі клони займають ніби проміжне становище між клонами-полями і клонами-особинами.

Закономірність зменшення щільності парціальних кущів осоки за радіусом клону може апроксимуватися рівнянням вигляду $y = 12,2 - 0,4x$. Середня щільність парціальних кущів становила 12–65 шт./м².

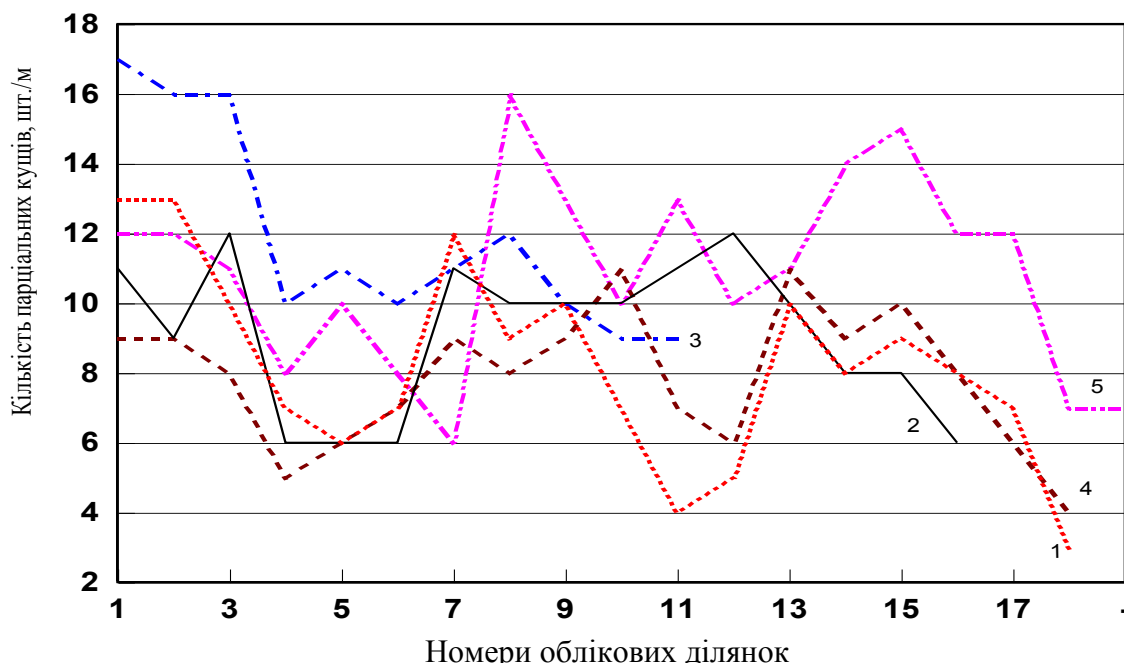


Рис. 4.17. Зміна кількості парціальних кущів *C. pilosa* на облікових майданчиках від центру (зліва) до периферії клонів (1–5 – номери клонів)

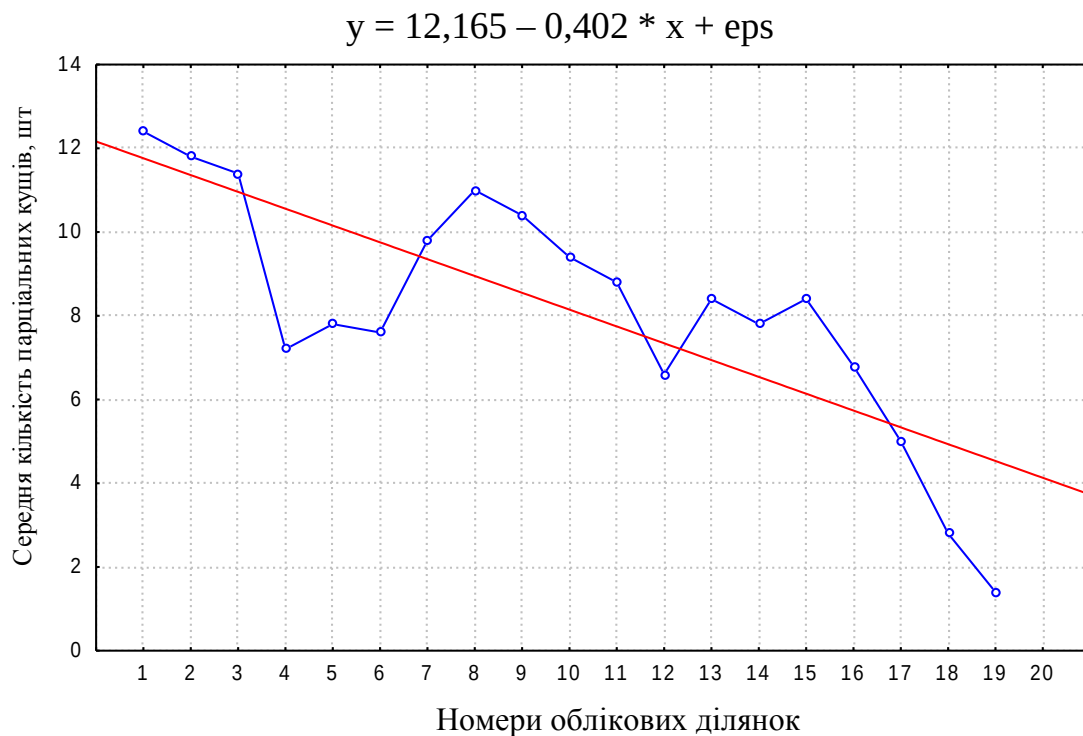


Рис. 4.18. Зміна середньої кількості парціальних кущів *C. pilosa* на ділянках від центру (зліва) до периферії клону

У відповідності зі значеннями індексів старіння, відновлювання й генеративності парціальних кущів клон № 3 можна розглядати як молодий (табл. 4.4). У нього найвище значення індексу відновлювання (65,6%) і найнижче значення індексу старіння (11,2%). Клон № 1, навпаки, є найстарішим. У нього найбільший індекс старіння і найменший індекс відновлювання (63,3 і 10,2% відповідно). Інші клони є середньовіковими. Для них характерна найвища генеративність.

Таблиця 4.4. Віковий статус клонів *C. pilosa* у лісових асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Клони	I _{віднов.}	I _{стар.}	I _{генер.}
1	10,2	63,3	57,9
2	38,3	11,6	59,9
3	65,6	11,2	28,0
4	16,4	45,9	69,4
5	13,1	48,2	66,6

У молодому клоні переважають передгенеративні парціальні кущі. Лінія регресії для індексу відновлювання за радіусом клону лежить істотно вище від лінії регресії для індексу старіння (рис. 4.19). У середньовікових клонах ці дві лінії регресії звичайно перетинаються, тому що в центральній частині клону вже явно переважають процеси старіння парціальних кущів (рис. 4.20). У старих клонів лінія регресії для індексу старіння лежить вище, ніж лінія регресії для індексу відновлювання (рис. 4.21). У таких клонах старіння парціальних кущів охоплює саму периферію клону.

$$I_{\text{віднов.}} = 39,57 + 4,336 * x + \text{eps}$$

$$I_{\text{стар.}} = 24,088 + 1,152 * x + \text{eps}$$

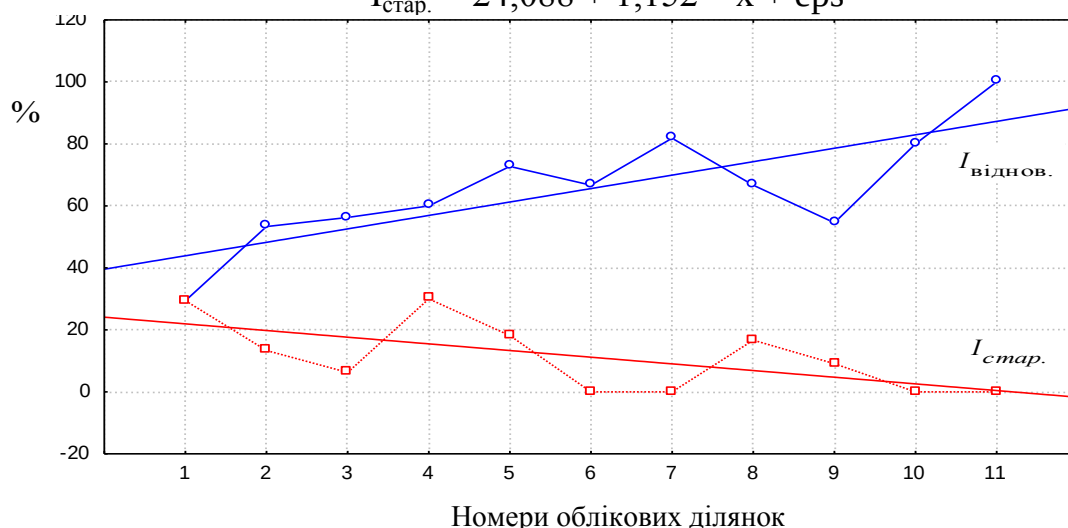


Рис. 4.19. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних кущів *C. pilosa* у клоні № 3

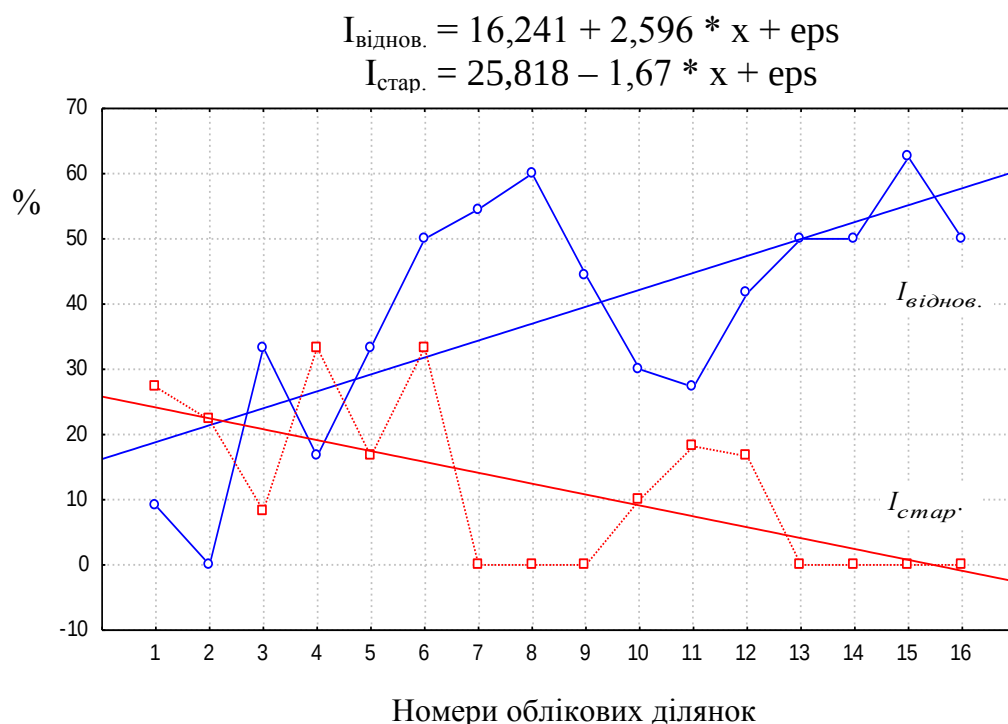


Рис. 4.20. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних кущів *C. pilosa* у клоні № 2

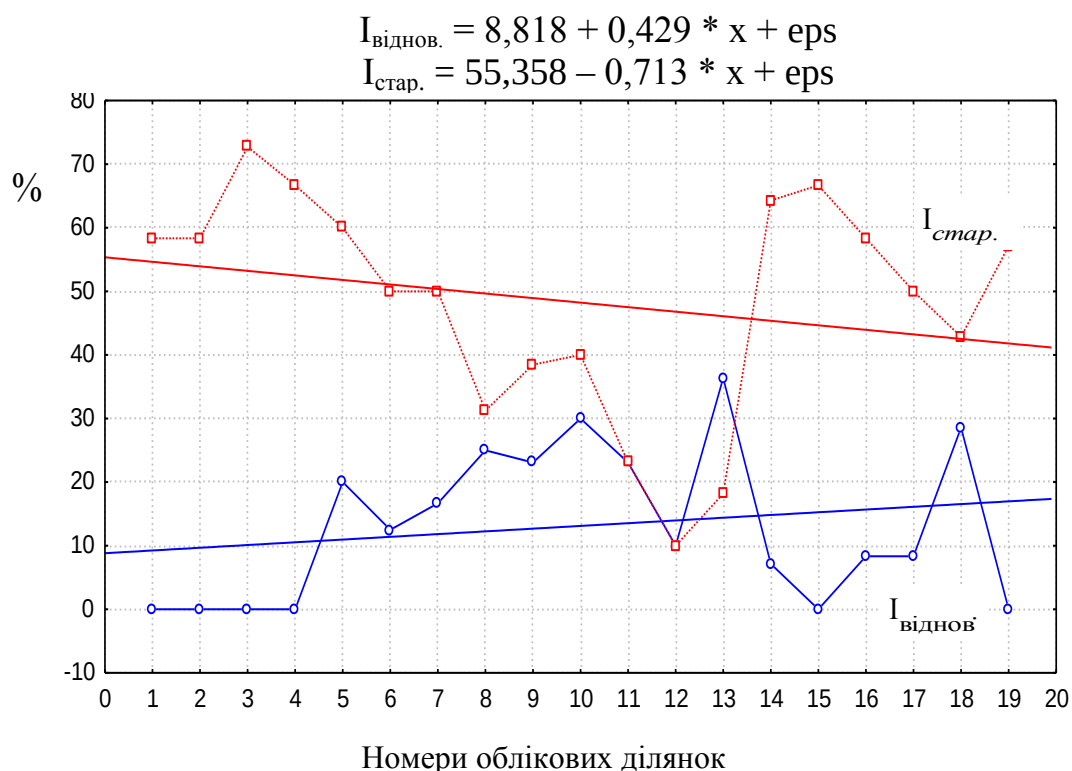


Рис. 4.21. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних кущів *C. pilosa* у клоні № 5

Ґрунтуючись на змінах щільності парціальних кущів і їх вікового складу, у клонах *C. pilosa* були виділені певні зони: центральна – зайнята, переважно сенільними раметами; проміжна – з раметів, які формують субпопуляцію парціальних кущів нормального вікового типу і периферійну – інвазійну, представлену раметами молодих вегетативних та іноді генеративних станів. Деталі розподілу парціальних кущів *C. pilosa* різного вікового стану після зон клону залежать від його віку.

Унаслідок узагальнення популяційних досліджень будови клонів *C. pilosa* у лісових фітоценозах було створено три моделі варіанту будови клонів, які відрізняються співвідношенням парціальних кущів різного вікового стану та їх розміщенням (рис. 4.22).

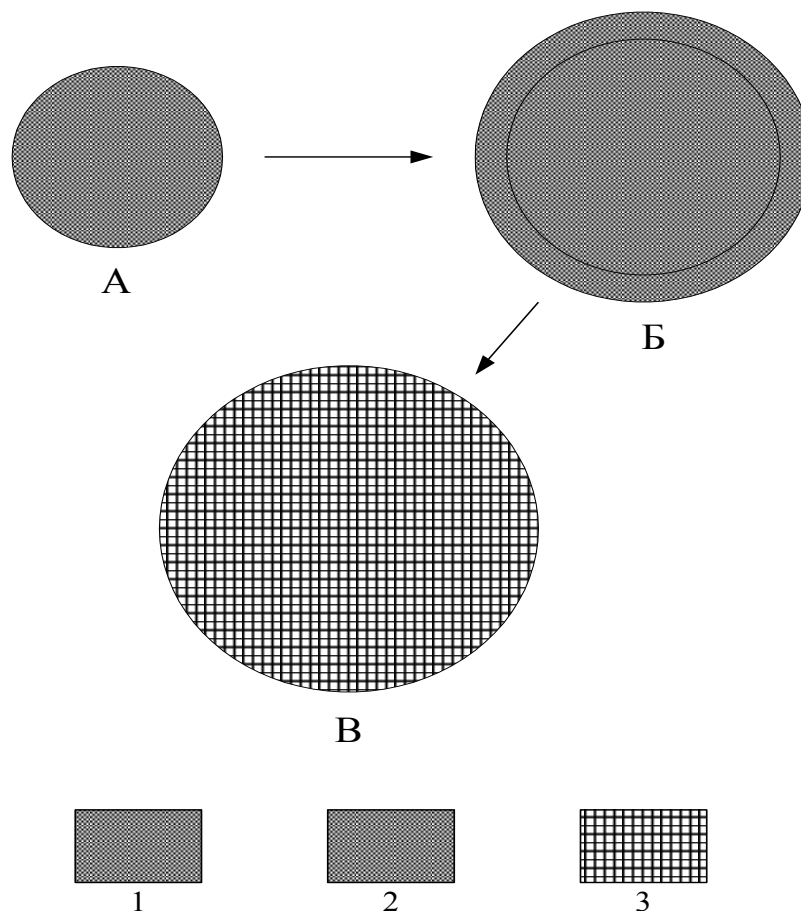


Рис. 4.22. Схема моделей будови клонів *C. pilosa* на різних етапах розвитку: А – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні парціальні кущі; Б – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні, віргінільні та генеративні парціальні кущі; В – клон, у побудові якого беруть участь парціальні кущі післягенеративного вікових станів. 1 – сукупність парціальних кущів інвазійного типу; 2 – сукупність парціальних кущів нормального типу; 3 – сукупність парціальних кущів регресивного типу

***Calluna vulgaris*.** Клони *C. vulgaris* вивчалися в трьох лісових асоціаціях (табл. 4.1).

У формуванні чагарничкової форми росту *C. vulgaris* в умовах лісових екосистем провідну роль відіграють специфічні сланкі осьові утворення – батоги. Вони зазвичай утворюються шляхом розвитку бічних розгалужень. Кущі *C. vulgaris* в умовах лісових екосистем на північному сході України у середньому утворюють 3–5 батогів, які відходять від зануреного в ґрунт невеликого стовбура до 6 см у довжину.

В наших умовах, як правило, *C. vulgaris* – це вегетативно напівповзучий, напівпростягнений чагарничок, основними структурно-біологічними елементами кущів якого є підземні плагіотропні пагони (батогі). У сукупності батогі з ортотропними надземними пагонами утворюють клони *C. vulgaris*.

Нам вдалося визначити п'ять клонів вересу різного віку в різних асоціаціях. В умовах національного природного парку клони вересу мають діаметр до 7–10 м, іноді до 15–18 м. Парціальні кущі в них розташовані порівняно з іншими ценозоутворювачами трав'яно-чагарничкового ярусу розріджено. Їх середня щільність не перевищує 15–20 парціальних кущів на 1 м². Зазвичай їх лише 8–12 шт./м².

По радіусу клону щільність парціальних кущів вересу знижується в середньому від 4,0–4,5 до 0,5 шт. на обліковий майданчик (рис. 4.23 і рис. 4.24). Рівняння регресії для зниження щільності парціальних кущів за радіусом клону має такий вигляд: $y = 4,4 - 0,3x$.

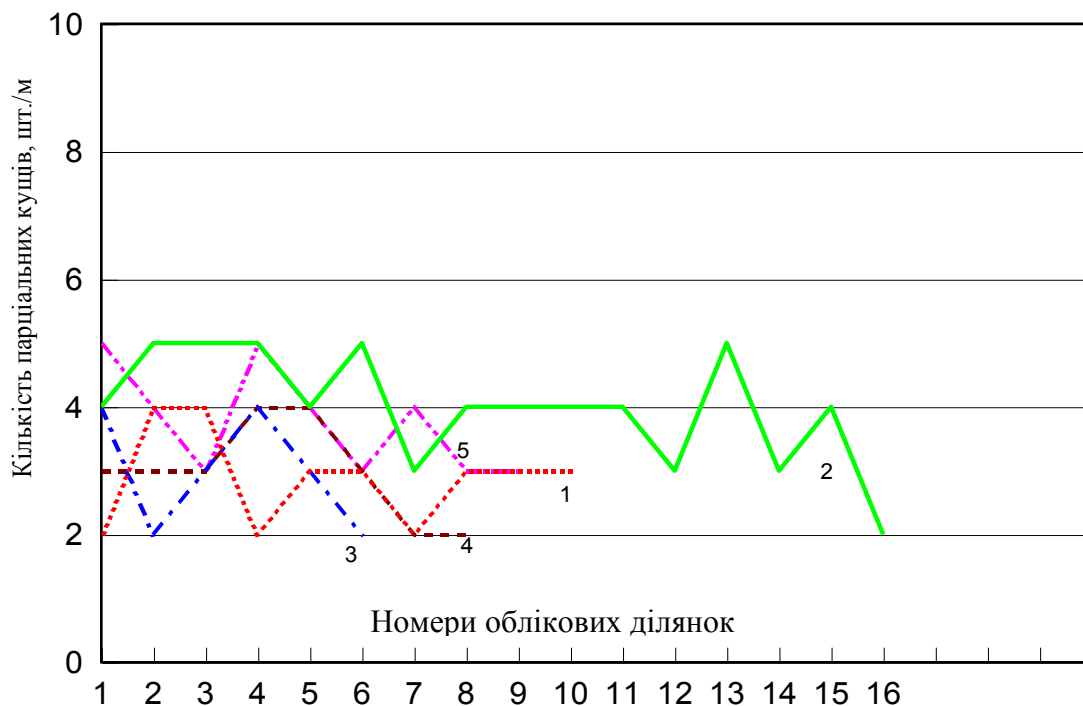


Рис. 4.23. Зміна кількості парціальних кущів *C. vulgaris* на облікових майданчиках від центру (зліва) до периферії клонів (1–5 – номери клонів)

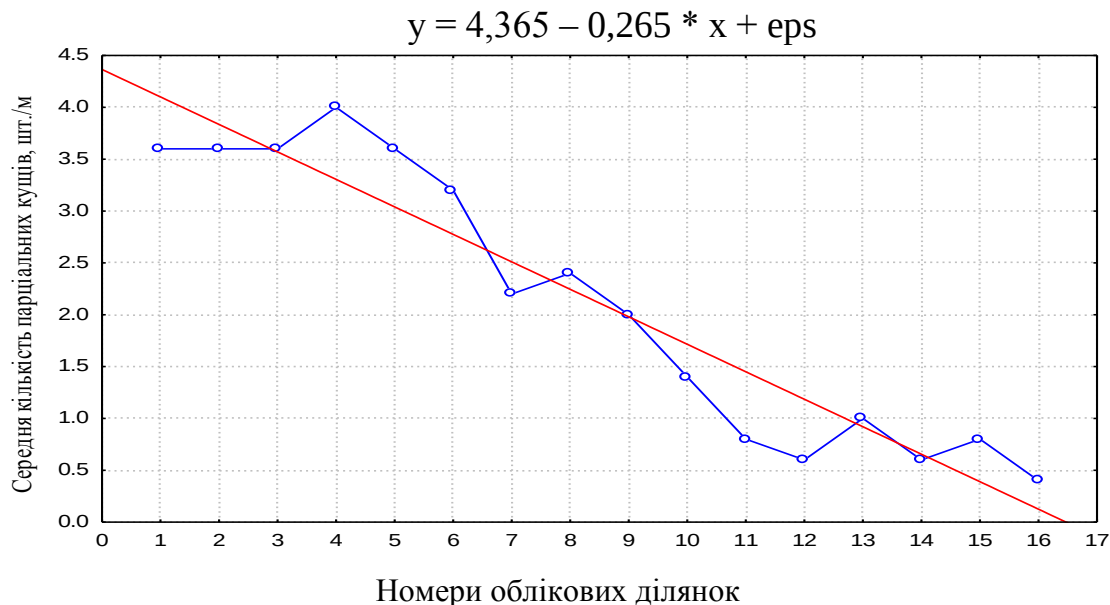


Рис. 4.24. Зміна середньої кількості парціальних кущів *C. vulgaris* на ділянках від центру (зліва) до периферії клону

Залежно від віку клону вересу співвідношення в ньому парціальних кущів різного вікового стану не однакове. Для молодих клонів (№ 3 і № 4) характерні високі значення індексу відновлювання і знижені індекси старіння (табл. 4.5). У них індекс відновлювання становить 56 і 68% при індексі старіння 0 і 9% відповідно. У середньовікових клонах (клон № 5) індекс відновлювання знижується до 37%, а індекс старіння зростає до 17%. Індекс генеративності тут не нижчий 50%. У старіших клонах (№ 1 і № 2) індекс старіння досягає 50% при ще більшому зниженні індексу відновлювання. Зовсім старих клонів вересу в досліджуваних асоціаціях ми не визначено.

Таблиця 4.5. Віковий статус клонів *C. vulgaris* у лісових асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Клони	$I_{\text{віднов.}}$	$I_{\text{стар.}}$	$I_{\text{генер.}}$
1	28,3	50,0	52,5
2	17,8	48,6	61,9
3	68,1	9,7	26,4
4	56,3	0,0	43,8
5	37,8	16,9	56,3

Дуже характерним для клонів вересу різного віку є розміщення ліній регресії для індексів відновлювання і старіння. У молодих клонах лінія регресії для першого з цих індексів лежить вище, ніж друга. У середньовікових клонів вони перетинаються, а в старих лінія регресії

відновлювання виявляється нижчою від лінії регресії індексу старіння (рис. 4.25, 4.26 і 4.27).

$$I_{\text{віднов.}} = 52,222 + 4,524 * x + \text{eps}$$

$$I_{\text{стар.}} = 10,556 - 0,238 * x + \text{eps}$$

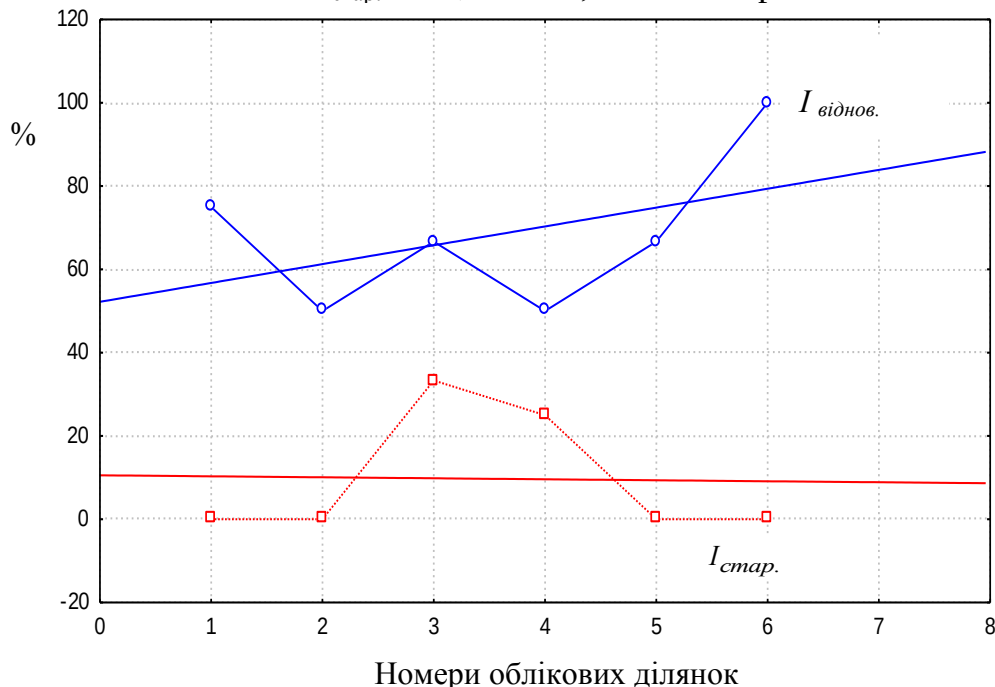


Рис. 4.25. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних куців *C. vulgaris* у клоні № 3

$$I_{\text{віднов.}} = 8,611 + 5,833 * x + \text{eps}$$

$$I_{\text{стар.}} = 35,88 - 3,806 * x + \text{eps}$$

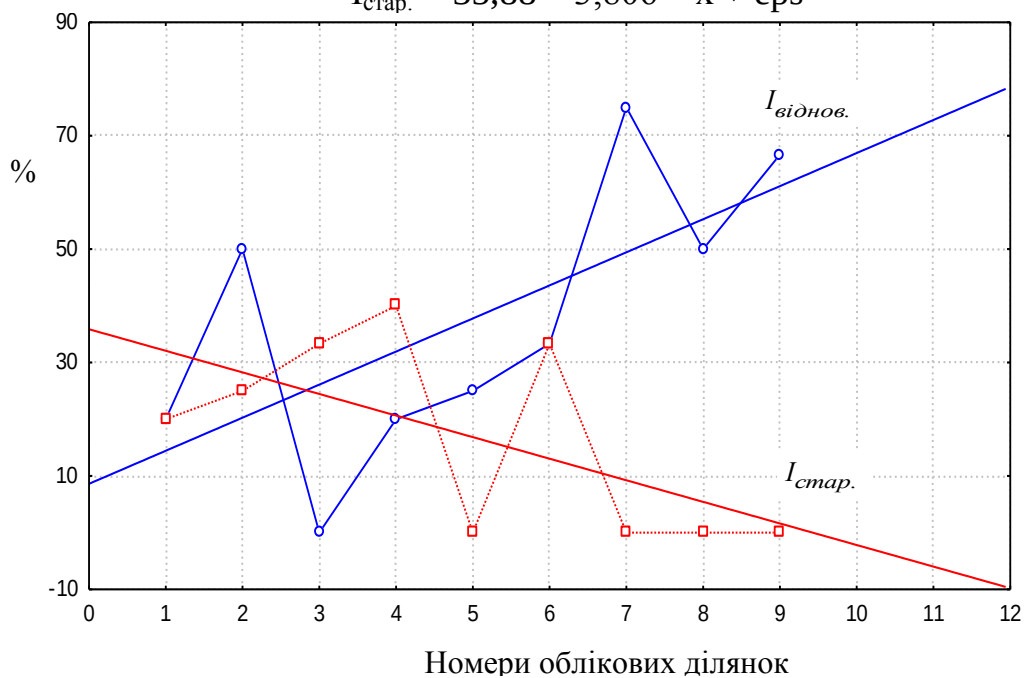


Рис. 4.26. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних куців *C. vulgaris* у клоні № 5

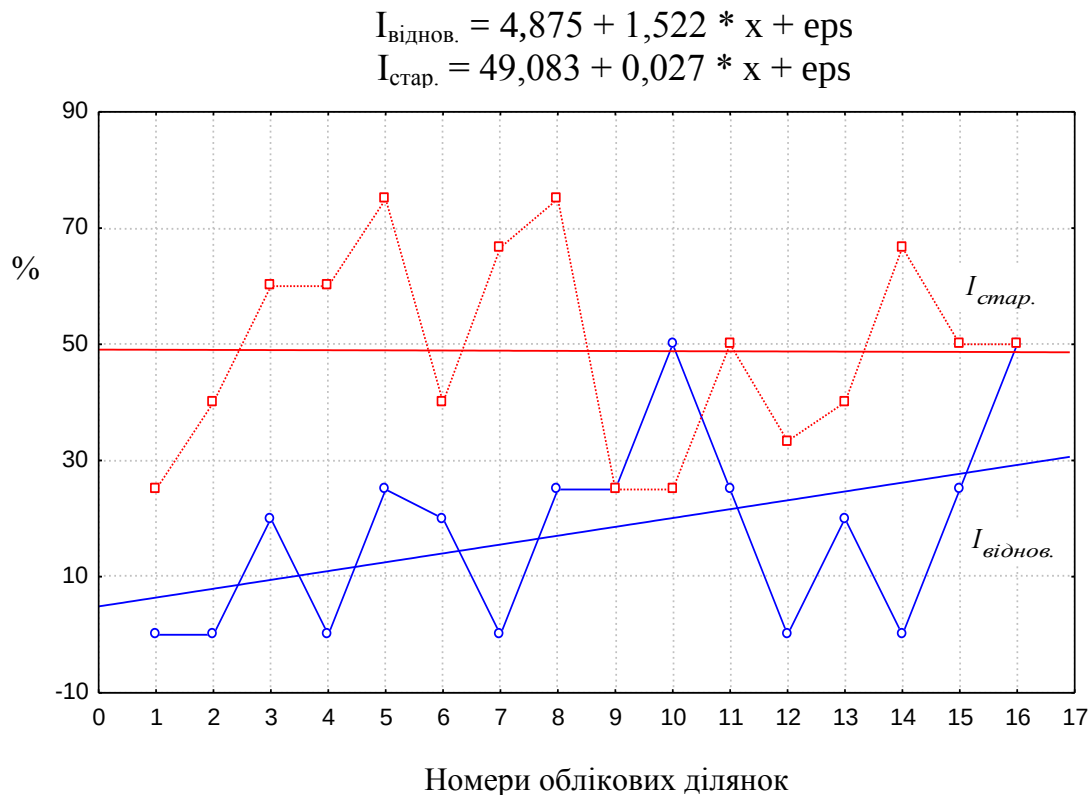


Рис. 4.27. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних кущів *C. vulgaris* у клоні № 2

Ґрунтуючись на змінах щільності парціальних кущів та їх вікового стану, площу клону можна поділити на три зони: центральну, проміжну і периферійну. У середньовіковому клоні центральна зона складається переважно парціальними кущами старих генеративних і післягенеративних вікових станів (сукупність парціальних кущів регресивного типу). Проміжна зона представлена парціальними кущами генеративного і старого вегетативного вікових станів (сукупність парціальних кущів нормального типу). І периферійна зона представлена як правило передгенеративними парціальними кущами (сукупність парціальних кущів інвазійного типу). Межі між ними мають розмитий характер, але самі зони досить відрізняються одна від одної.

Як і в інших досліджуваних рослин з вегетативним розростанням, що утворюють клони парціальні кущі вересу різного вікового стану розміщені в них досить закономірно. Це дозволило запропонувати три графічні моделі клонів вересу (рис. 4.28).

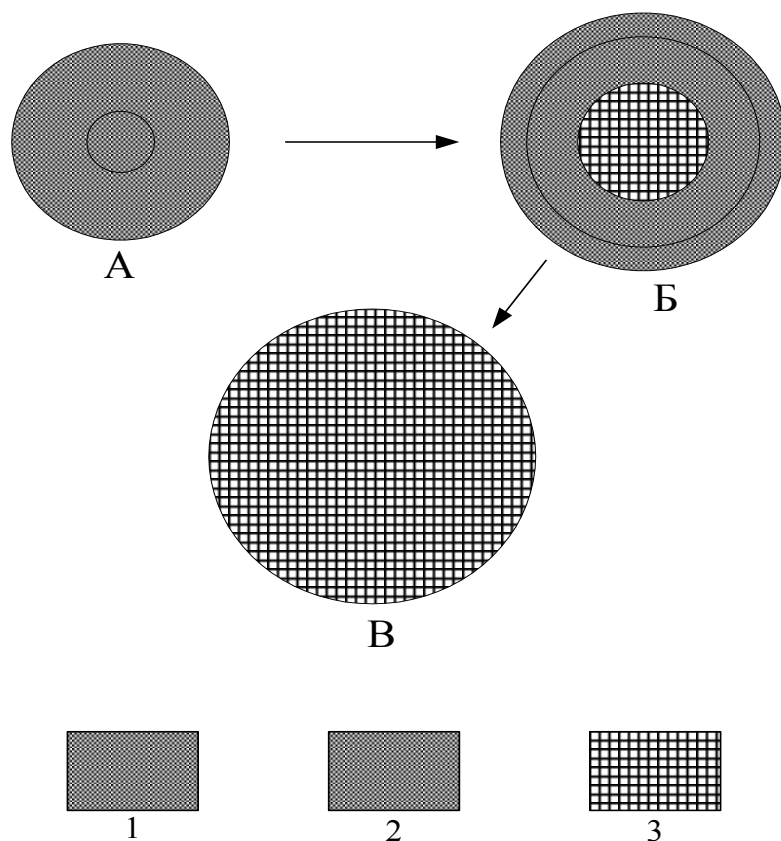
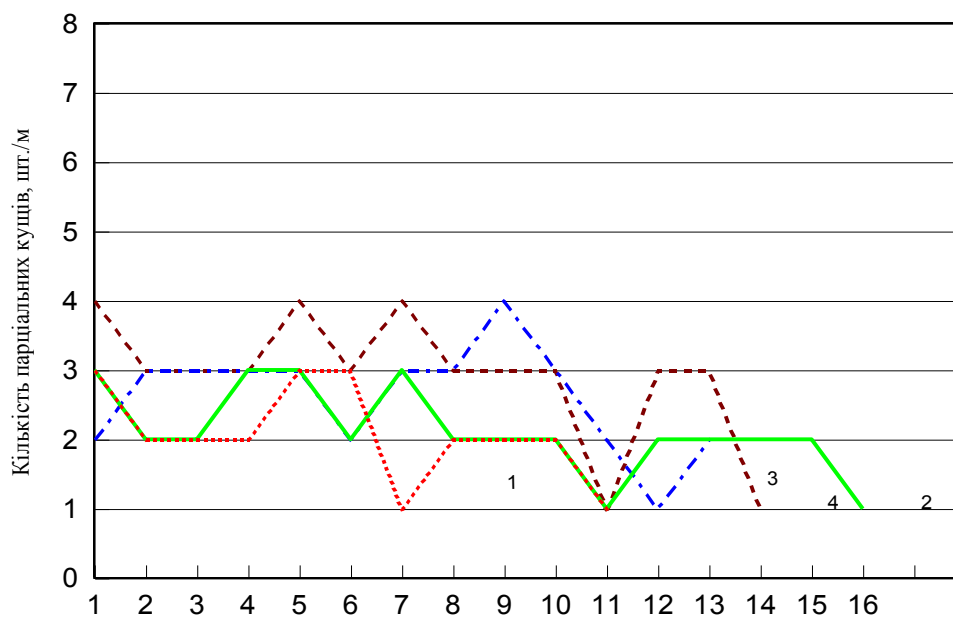


Рис. 4.28. Схема моделей будови клонів *C. vulgaris* на різних етапах розвитку: А – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні, віргінільні та генеративні парціальні кущі; Б – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні, віргінільні, генеративні та післягенеративні парціальні кущі; В – клон, у побудові якого беруть участь парціальні кущі післягенеративного вікового стану. 1 – сукупність парціальних кущів інвазійного типу; 2 – сукупність парціальних кущів нормального типу; 3 – сукупність парціальних кущів регресивного типу

***Molinia caerulea*.** Вивчення клонів *M. caerulea* здійснено в трьох лісових асоціаціях (табл. 4.1).

У розселенні *M. caerulea* в лісах Полісся України головну роль відіграє вегетативне розмноження, яке відбувається здебільшого в генеративний період і полягає в поділі материнської багатокущової особини на кілька дочірніх. Такі рослини у сукупності утворюють клони.

Клони *M. caerulea* – це пухкі утворення, які найчастіше змикаються і взаємопроникають. Вдалося виділити чотири ізольованих клони *M. caerulea* різного віку. Ізольовані клони мають довжину 7–15 м. У клонах чисельність парціальних кущів *M. caerulea* невисока: 5–15 шт./м² (рис. 4.29). Їх кількість закономірно зменшується від центру клона до периферії (рис. 4.30) і може апроксимуватися лінією регресії вигляду $y = 3,5 - 0,2x$.



Номери облікових ділянок

Рис. 4.29. Зміна кількості парціальних кущів *M. caerulea* на облікових ділянках від центру (зліва) до периферії клонів (1–4 – номери клонів)

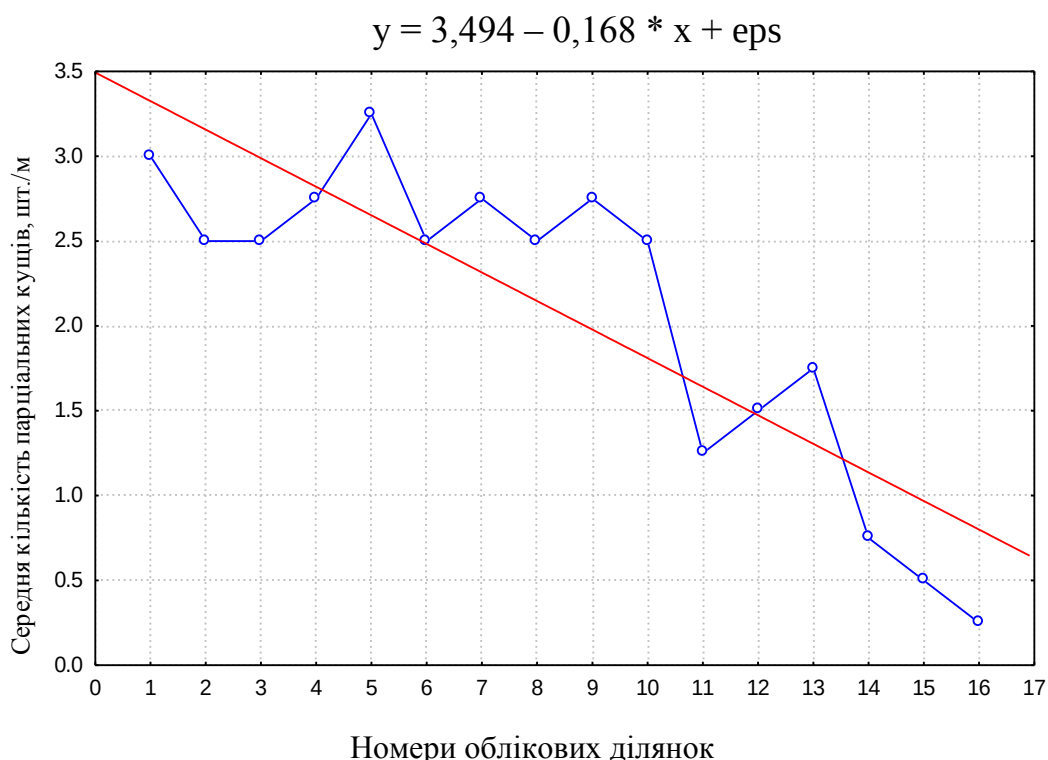


Рис. 4.30. Зміна середньої кількості парціальних кущів *M. caerulea* на ділянках від центру (зліва) до периферії клону

Оцінка віковості клонів наведена в табл. 4.6. Для молодого клону № 1 характерне високе значення індексу відновлювання (більш ніж 75%) за

низького значення індексу старіння (4,5%). Відповідно, лінії регресії для цих індексів у такому клоні не перетинаються (рис. 4.31). Клони № 2, 3 і 4 можна розглядати як середньовікові (індекс відновлювання в них на рівні 16–30%, а індекс старіння не перевищує 17%), за високого значення індексу генеративності. Лінії регресії індексів відновлювання і старіння для таких клонів перетинаються (рис. 4.32). Старі клони не були виявлені. Очевидно, первинне заселення описуваних лісових асоціацій *M. caerulea* відбувалося не дуже давно.

Таблиця 4.6. Віковий статус клонів *M. caerulea* в лісових асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Клони	$I_{\text{віднов.}}$	$I_{\text{стар.}}$	$I_{\text{генер.}}$
1	75,8	4,5	24,2
2	28,1	16,7	62,5
3	16,7	11,5	78,2
4	31,2	7,4	65,6

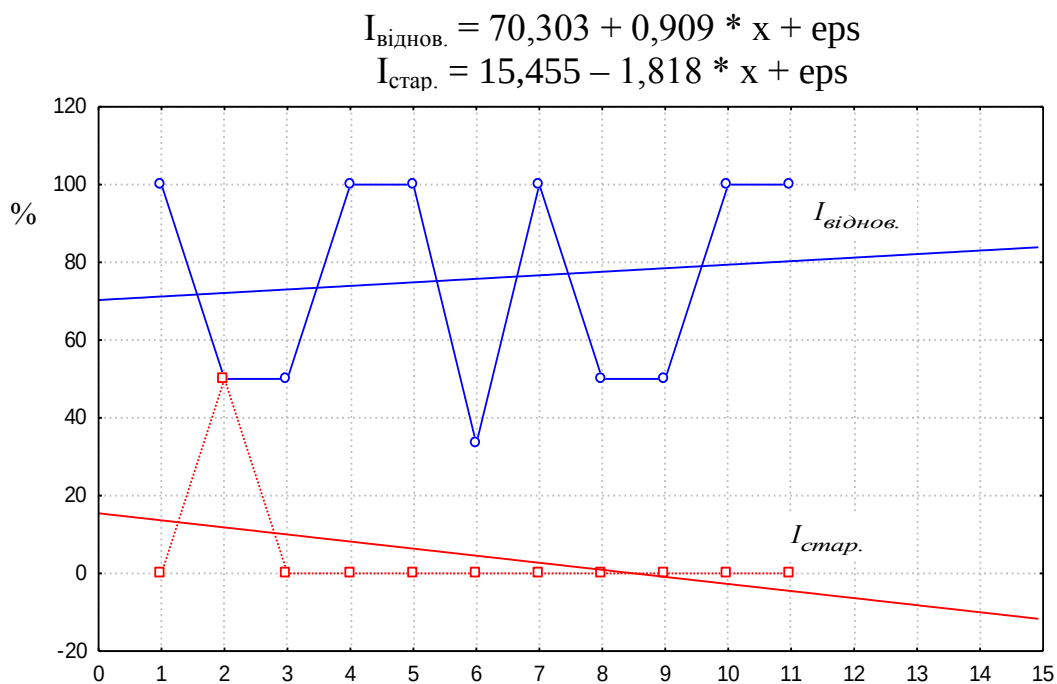


Рис. 4.31. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних кущів *M. caerulea* в клоні № 1

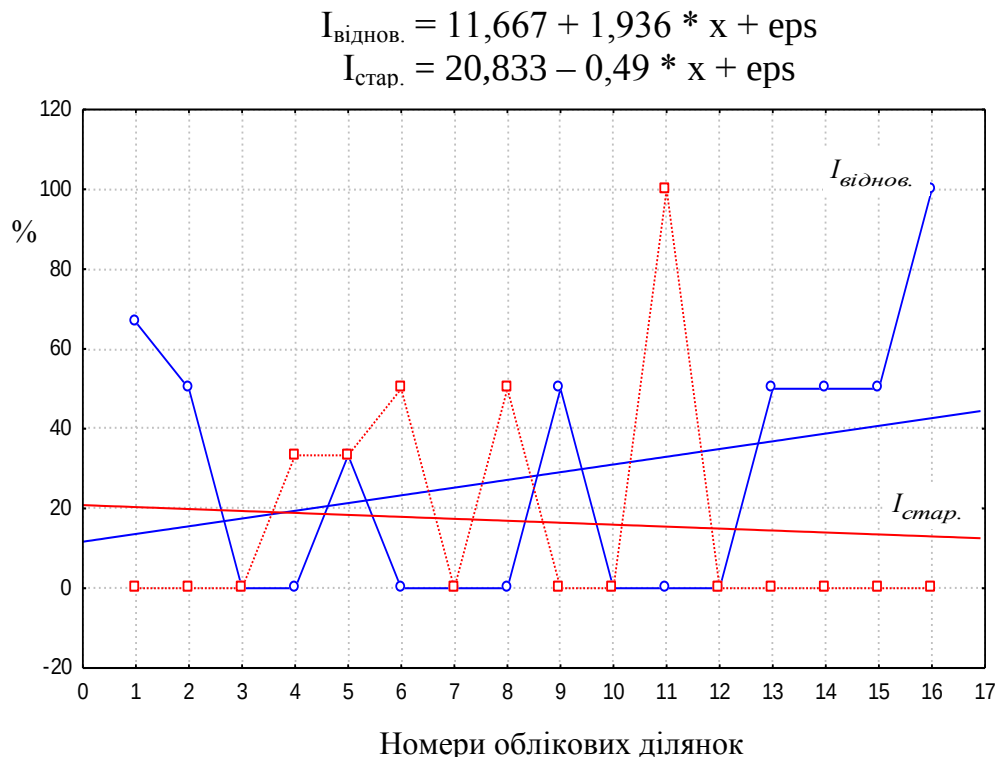


Рис. 4.32. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних кущів *M. caerulea* в клоні № 2

У структурі вікової будови клонів було виділено три типи субпопуляцій парціальних кущів: інвазійний, нормальний і регресивний. Субпопуляції інвазійного типу представлені парціальними кущами передгенеративного вікового стану; нормального типу – парціальними кущами дорослого вегетативного і генеративного вікового стану; регресійного типу – утворені особинами післягенеративного вікового стану.

Клони, у яких переважають передгенеративні кущі, а також наявні в центрі післягенеративні парціальні кущі характерні для асоціації *Pinetum myrtilloso-moliniosum*; клони з переважанням передгенеративних, вегетативних і генеративних кущів у центрі клону – для асоціації *Querceto-Pinetum franguloso-hylocomiosum*; клони з рівним співвідношенням парціальних кущів у центрі післягенеративного вікового стану, у проміжній зоні дорослих вегетативних і генеративних парціальних кущів передгенеративного вікового стану характерні для асоціації *Betuleto-Pinetum moliniosum*.

У результаті узагальнення досліджень будови клонів *M. caerulea* у лісах Національного парку «Деснянсько-Старогутський» було створено три варіанти моделі їх побудови, які відрізняються співвідношенням парціальних кущів різного вікового стану та їх розміщенням у клоні (рис. 4.33).

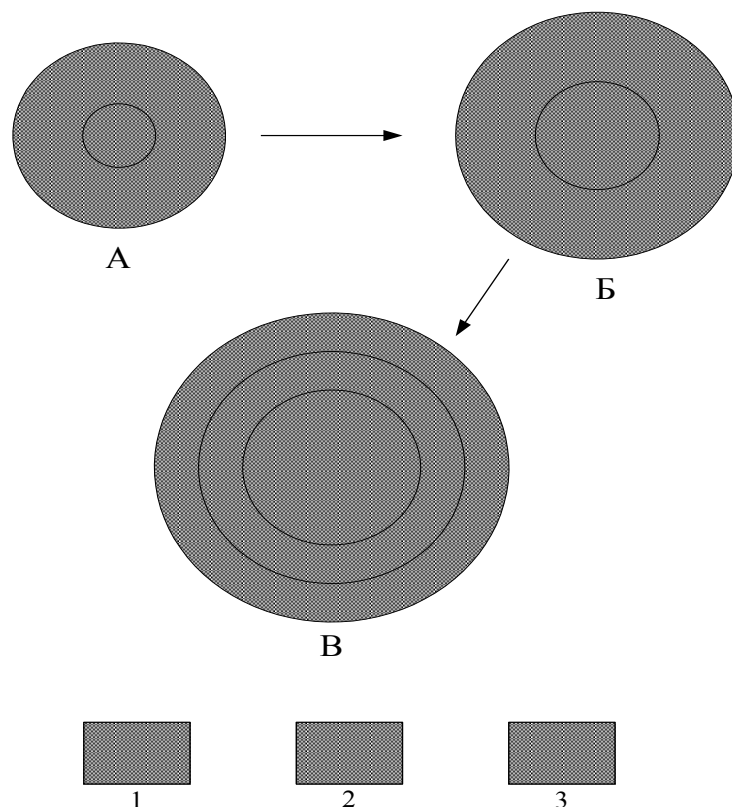


Рис. 4.33. Схема моделей будови клонів *M. caerulea* етапах розвитку: А – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні, віргінільні та генеративні парціальні кущі; Б – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні та післягенеративні парціальні кущі; В – клон, у побудові якого беруть участь парціальні кущі передгенеративного, віргінільного, генеративного та післягенеративного вікових станів. 1 – сукупність парціальних кущів інвазійного типу; 2 – сукупність парціальних кущів нормального типу; 3 – сукупність парціальних кущів регресивного типу

***Stellaria holostea*.** Вивчення клонів *S. holostea* проведене в трьох лісових асоціаціях (табл. 4.1).

У розселенні *S. holostea* по лісах провідну роль відіграє вегетативне розмноження. Це підтверджують і моделі розростання клонів цього виду рослини, розроблені Н.В. Михайловою та ін. (2006). Його наслідком є розміщення парціальних кущів навколо первинного парціального куща. У результаті утворюються клони *S. holostea*.

Виділено чотири ізольовані клони *S. holostea*. Вони мають діаметр – 15–20 м, часто взаємопроникають один в одного. В ізольованих клонах на квадратний метр припадає 40–135 парціальних кущів *S. holostea*. Розподілені вони нерівномірно (рис. 4.34 і 4.35): у центрі клонів їх чисельність у 5–6 разів більша. Рівняння регресії для зміни чисельності парціальних кущів у радіусі клону має вигляд: $y = 27,3 - 0,98x$.

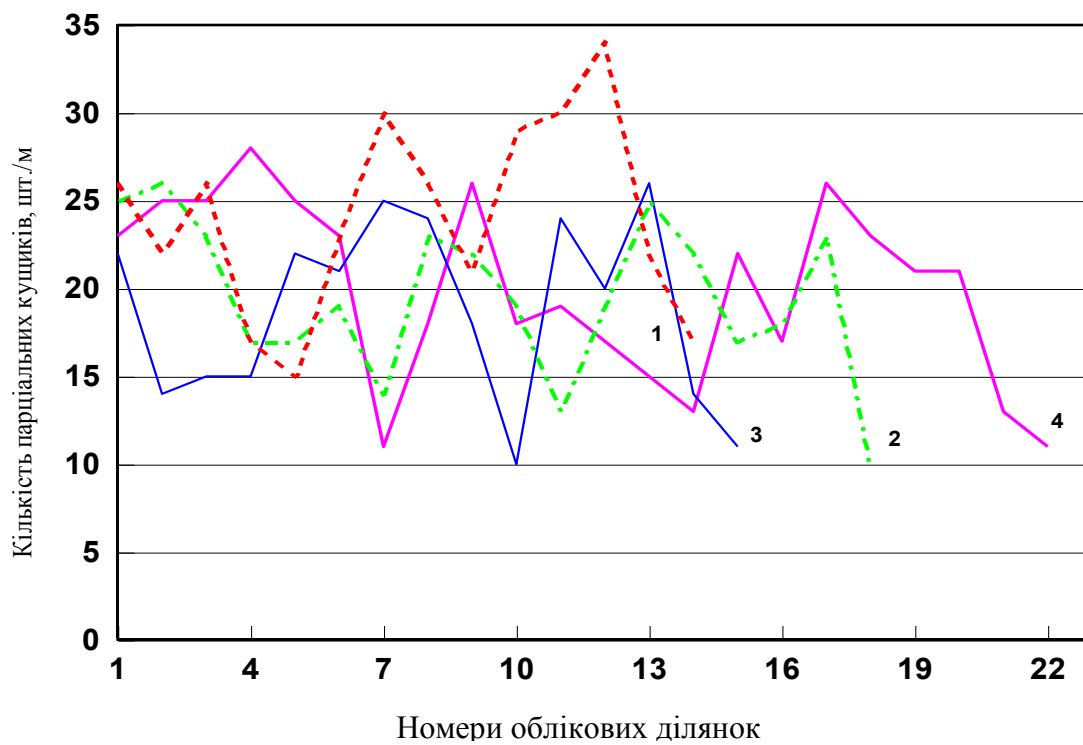


Рис. 4.34. Зміна кількості парціальних кущів *S. holostea* на облікових майданчиках від центру (зліва) до периферії клонів (1–4 – номери клонів)

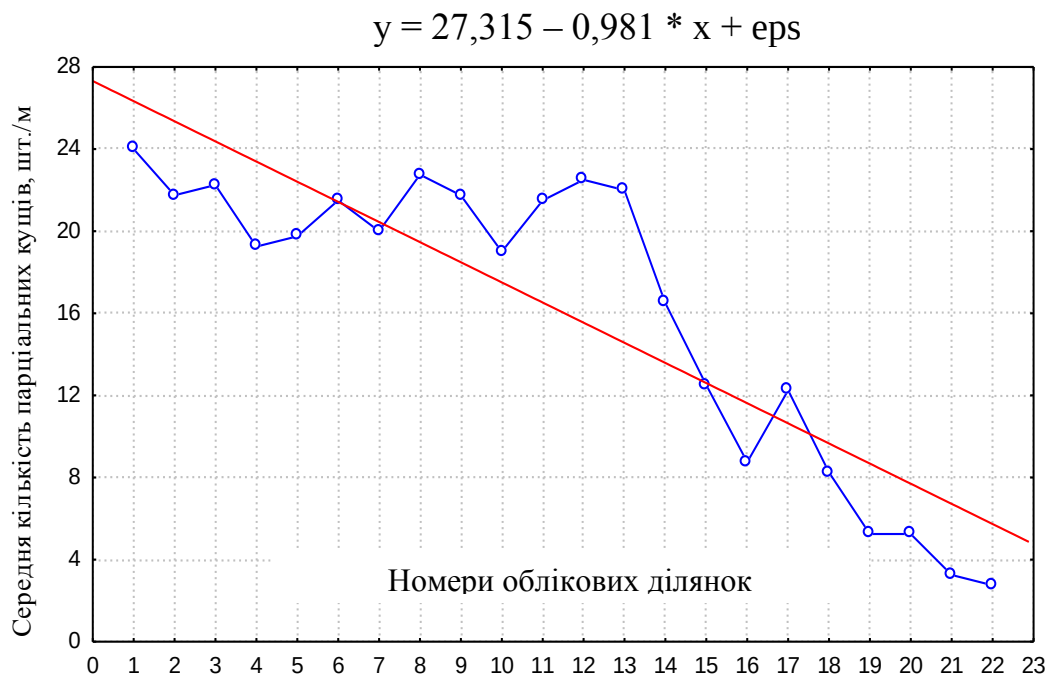


Рис. 4.35. Зміна середньої кількості парціальних кущів *S. holostea* на ділянках від центру (зліва) до периферії клону

Клони *S. holostea* відрізнялися один від одного співвідношенням парціальних кущів різного вікового стану і, відповідно, величинами індексів відновлювання, старіння й генеративності (табл. 4.7). У молодому клоні № 3 індекс відновлювання дорівнював 64,4% за низьких індексів старіння і генеративності 13,8 і 28,6% відповідно. На спільних графіках зміни значень індексів відновлювання і старіння в радіусі клону лінія регресії індексу відновлювання лежить завжди вище лінії регресії індексу старіння (рис. 4.36). При старінні клонів значення індексу відновлювання знижується, а індексу старіння – зростає. У середньовікових клонах № 1 і 2 (рис. 4.37) індекс відновлювання знижується до 30–35%, а індекс старіння зростає до 15–16%. У таких клонах свого максимуму досягає індекс генеративності (60–65%). У старіших клонах (клон № 4, рис. 4.38) відновлюваність становить близько 10%, а індекс старіння перевищує 50%.

Таблиця 4.7. Віковий статус клонів *S. holostea* у лісових асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Клони	$I_{\text{віднов.}}$	$I_{\text{стар.}}$	$I_{\text{генер.}}$
1	34,5	16,2	60,5
2	31,9	15,4	65,4
3	64,4	13,8	28,6
4	9,9	55,6	66,6

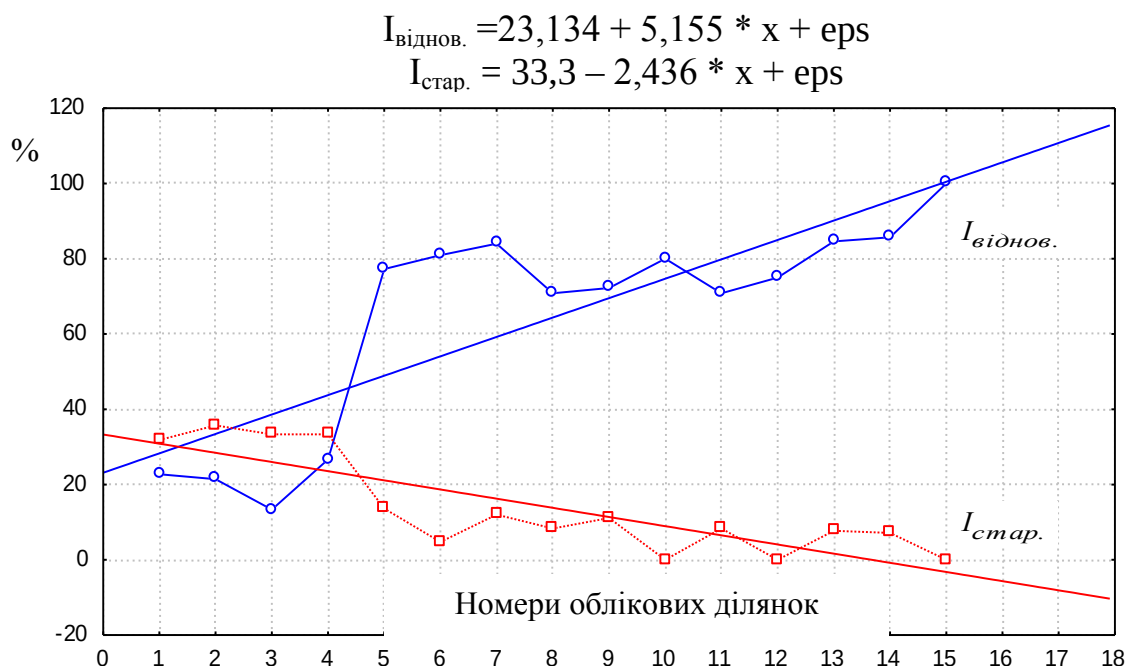


Рис. 4.36. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних кущів *S. holostea* у клоні № 3

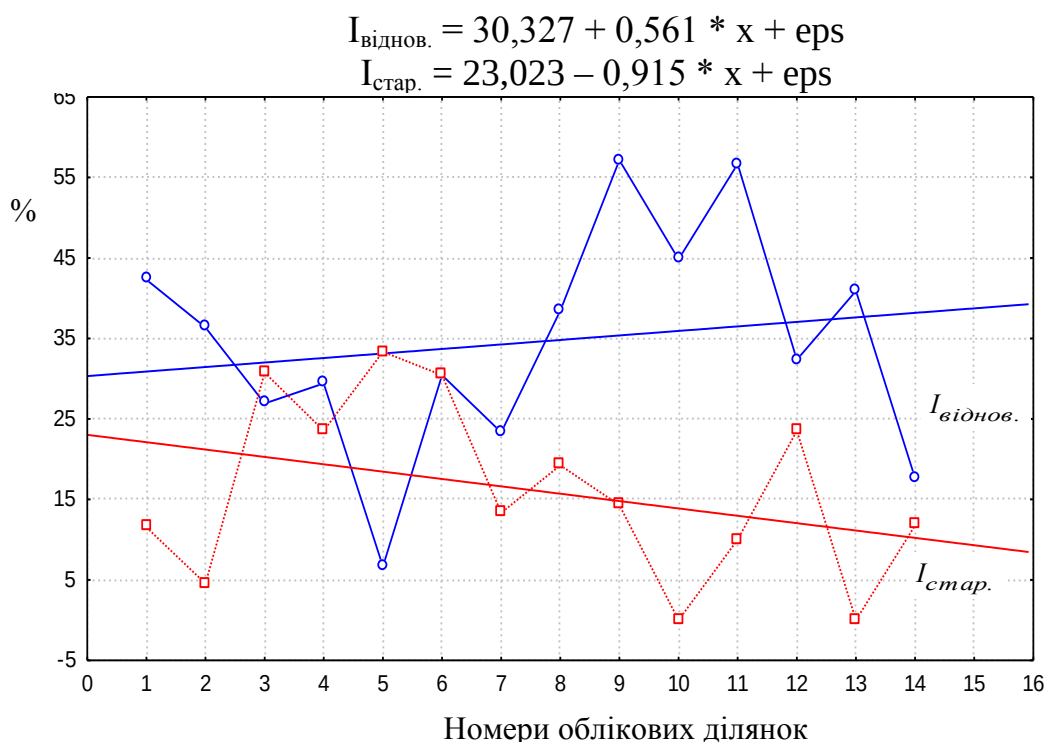


Рис. 4.37. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних кущів *S. holostea* у клоні № 1

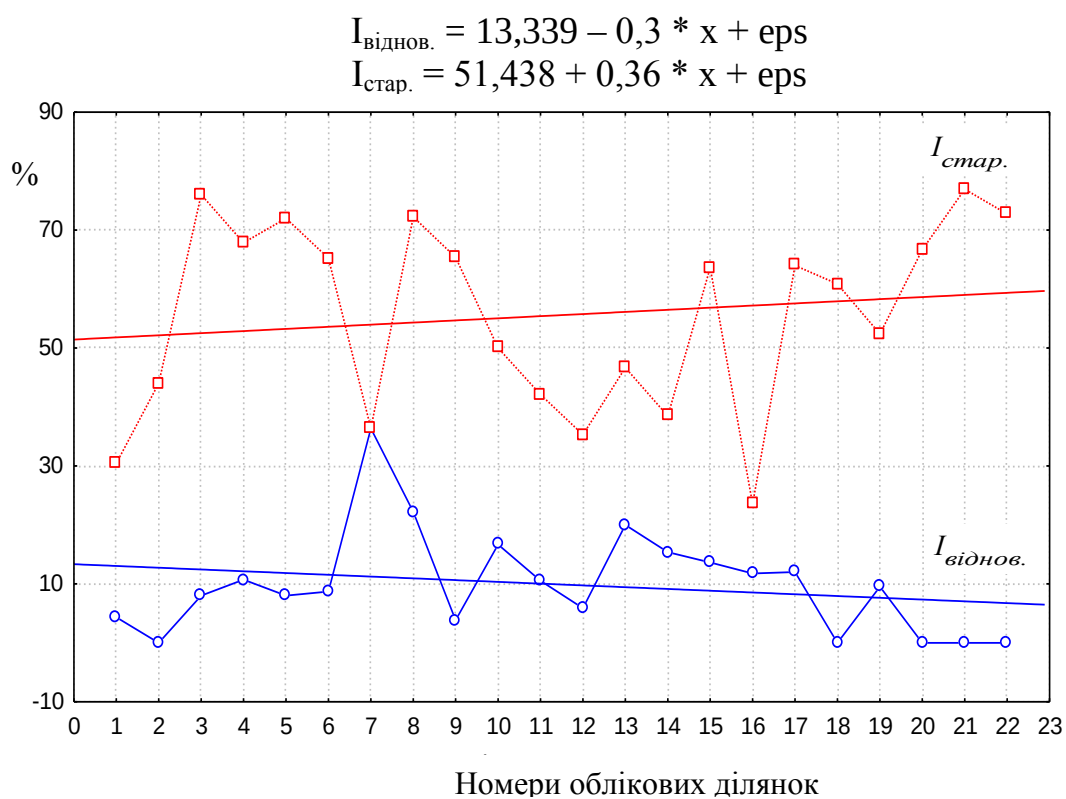


Рис. 4.38. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних кущів *S. holostea* у клоні № 4

У структурі клону *S. holostea* були виділені три типи розміщення парціальних кущів: інвазійний, нормальний і регресивний. Субпопуляції парціальних кущів інвазійного типу утворюються здебільшого перед генеративними і дорослими вегетативними кущами: нормального типу утворені кущами нормального вікового стану, регресивного типу, утворені переважно кущами післягенеративного вікового стану.

У результаті узагальнення популяційних досліджень будови клонів *S. holostea* в лісових екосистемах було створено дві моделі варіанту будови клонів, які відрізняються співвідношенням парціальних кущів різного вікового стану та їх розміщенням (рис. 4.39).

Клони з переважанням передгенеративних і наявністю в центрі клону післягенеративних парціальних кущів (А) характерні для асоціації *Quercetum coryloso-caricoso-stellariosum*; з більшою часткою передгенеративних, дорослих вегетативних і генеративних парціальних кущів (Б) – для асоціацій *Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum* і *Querceto-Pinetum stellariosum*.

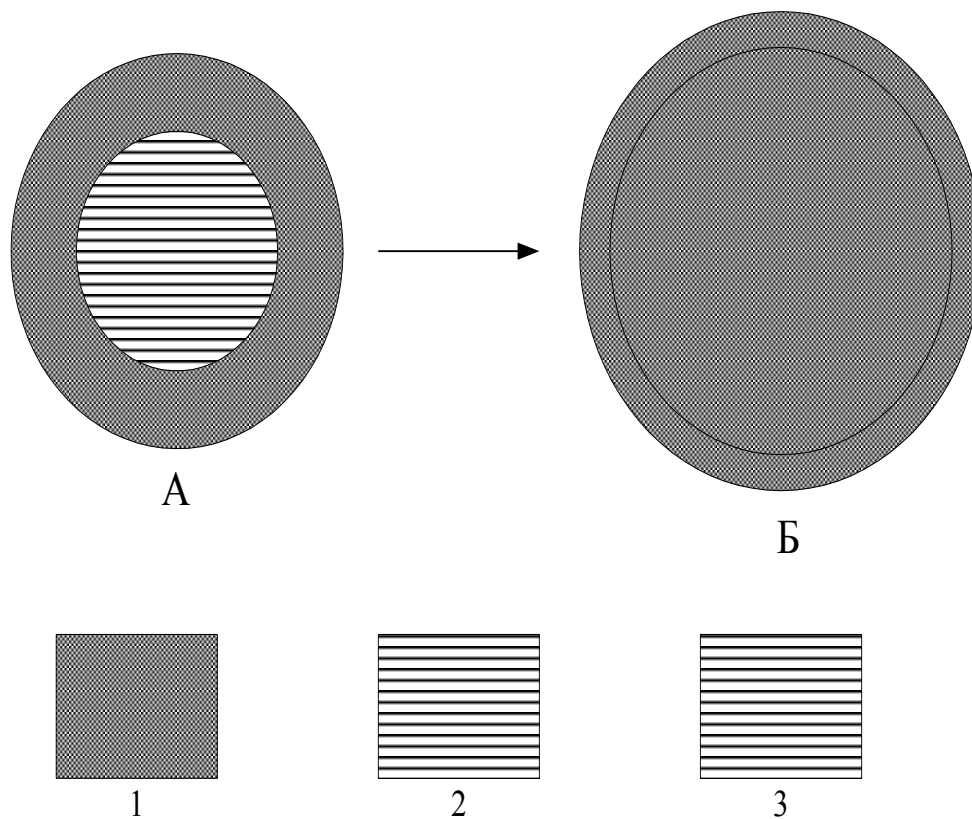


Рис. 4.39. Схема моделей будови клонів *S. holostea* на різних етапах розвитку: А – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні, віргінільні та генеративні парціальні кущі; Б – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні та післягенеративні парціальні кущі. 1 – сукупність парціальних кущів інвазійного типу; 2 – сукупність парціальних кущів нормального типу; 3 – сукупність парціальних кущів регресивного типу

***Vaccinium myrtillus*.** Клони *V. myrtillus* вивчалися в п'яти лісових асоціаціях (табл. 4.1).

В умовах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» розмноження чорниці здійснюється, в основному, вегетативним шляхом за допомогою кореневищ. Асимілюючі пагони, які з'являються з кореневища, у подальшому нарастають симподіально. Парціальні кущі *V. myrtillus* у сукупності складають клони.

Визначено 11 клонів чорниці різного віку. Детальний аналіз був здійснений для шести клонів. Він показав, що формування клону *V. myrtillus* код починається з утворення навколо первинного куща дочірніх парціальних кущів, які, у свою чергу, утворюють пагони розселення, дають початок іншим парціальним кущам та ін. Цей процес характеризується зміною типу субпопуляцій парціальних кущів. На початку субпопуляції парціальних кущів клону належать до інвазійного типу – це I етап розвитку клону. З часом у центрі клону з'являються кущі, що старіють – тут поступово складається субпопуляція парціальних кущів нормального типу, але на периферії ще відбувається розширення клону (є інвазійна зона) – це II етап життя клону. 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 загасають, на периферії клону інвазійна субпопуляція замінюється нормальною, а центр, як і раніше, зайнятий регресивною субпопуляцією – IV етап. І, нарешті, коли весь клон буде складатись із сукупності субпопуляцій регресивного типу – V етап. 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 насіннєвому відновленню або захопленню його іншими клонами) (Злобин, 1961).

Описана вище схема формування клонів чорниці в цілому відповідає їх розвитку в лісах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський». Клони чорниці тут мають діаметр від 15 до 30 м. З віком їх розмір, як правило, збільшується. Щільність заповнення клонів у Національному природному парку «Деснянсько-Старогутський» парціальними кущами може досягати 150–200 шт./м². Це найщільніше заселені клони порівняно з іншими рослинами трав'яно-чагарничкового ярусу, що утворюють клони. Така особливість клонів чорниці, безперечно, пов'язана з тривалим збереженням життєздатних кореневищ, що призводить до підвищеної фізіологічної цілісності клону, яка дозволяє перерозподіляти ресурси між ракетами. Для клонів чорниці характерне істотне зниження щільності парціальних кущів від центру до периферії

клону. У середньому щільність знижується з 35–40 шт./кущів на обліковий майданчик в центрі клону до 1–3 на його периферії (рис. 4.40–4.41). Зниження щільності парціальних кущів чорниці по радіусу клону апроксимується рівнянням регресії вигляду: $y = 39,1 - 1,2x$.

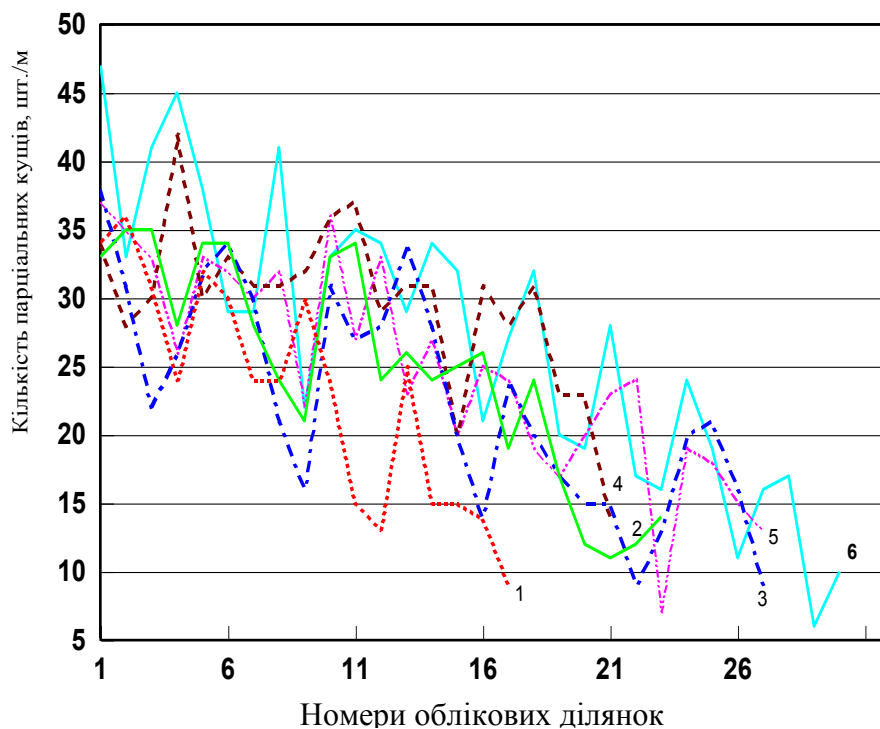


Рис. 4.40. Зміна кількості парціальних кущів *V. myrtillus* на облікових ділянках від центру (зліва) до периферії клонів (1–6 – номери клонів)

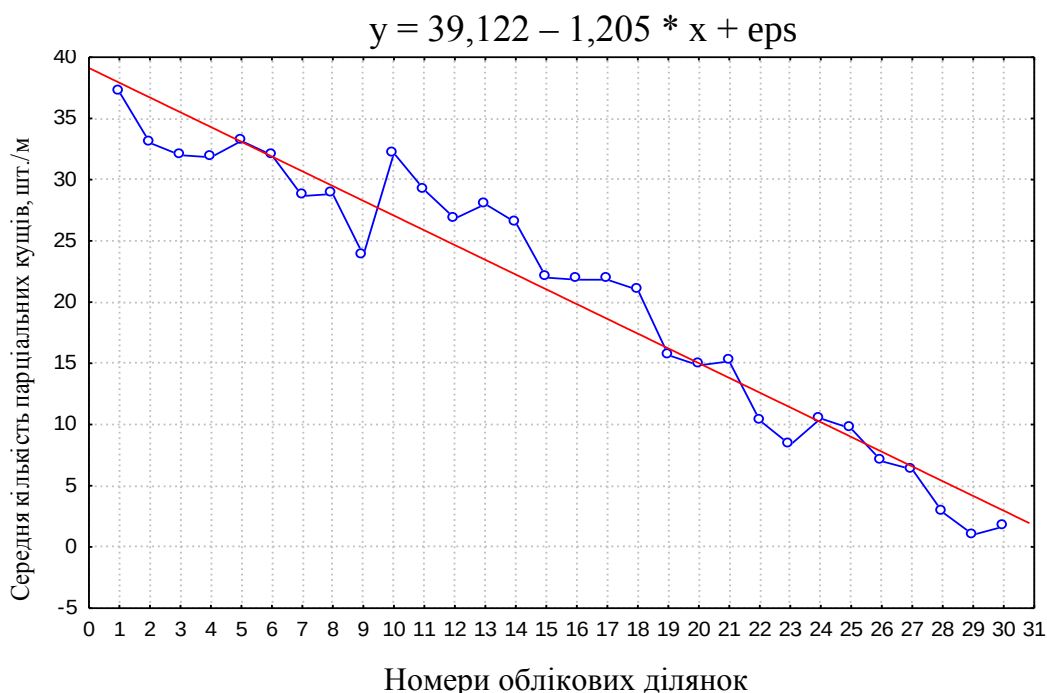


Рис. 4.41. Зміна середньої кількості парціальних кущів *V. myrtillus* на ділянках від центру (зліва) до периферії клону

Вивчені шість клонів чорниці мали різну віковість (табл. 4.8). Клон № 1 може бути оцінений як молодий. У нього при найменшому діаметрі найвищий індекс відновлювання і мінімальне значення індексу старіння (65,5 і 11,1% відповідно). Такі клони характерні для асоціації *Querceto-Pinetum myrtillosum*. Клон № 6 з *Pinetum molinioso-myrtillosum* – старий, у нього індекс відновлювання знижений до 24,7%, а індекс старіння підвищений до 52,2%. Карта-схема цього клону неправильної форми наведена на рис. 4.42. Активний ріст цього клону відбувався в бік вищої освітленості території. Інші клони можна оцінити як середньовікові. Як і для інших клонових рослин трав'яно-чагарничкового ярусу, клонам чорниці різного вікового стану було властивим різне розміщення ліній регресій для індексів відновлювання й старіння клонів (рис. 4.43–4.44, 4.45). У молодих клонах ці лінії не перетинаються, і перша з них лежить вище від другої, у середньовікових – лінії регресії перетинаються, а в старих – лінія відновлювання виявилась нижчою від лінії регресії старіння парціальних кущів.

Таблиця 4.8. Віковий статус клонів *V. myrtillus* у лісових асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Клони	I _{віднов.}	I _{стар.}	I _{генер.}
1	65,5	11,1	33,0
2	38,5	26,0	54,6
3	31,3	38,1	50,0
4	44,5	21,4	47,0
5	42,7	28,2	43,5
6	24,7	52,2	41,5

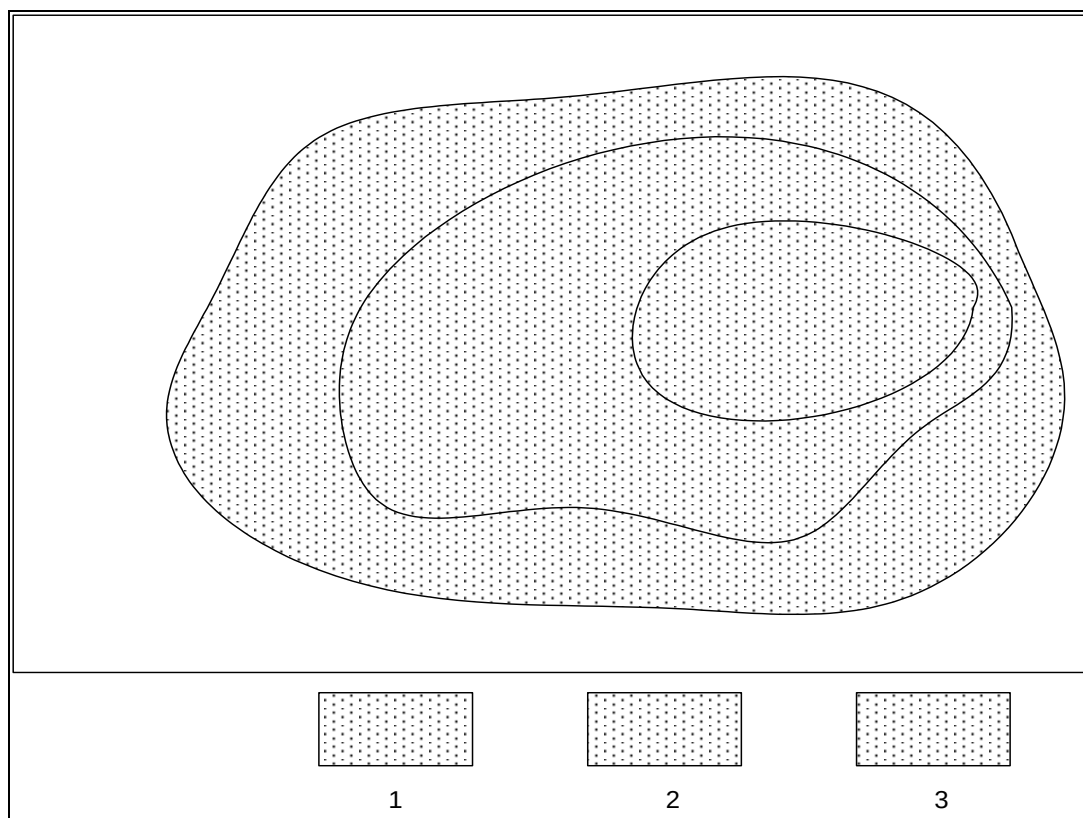


Рис. 4.42. Загальна схема будови клону *V. myrtillus* № 6: 1 – периферійна зона; 2 – проміжна зона і 3 – центральна зони клону

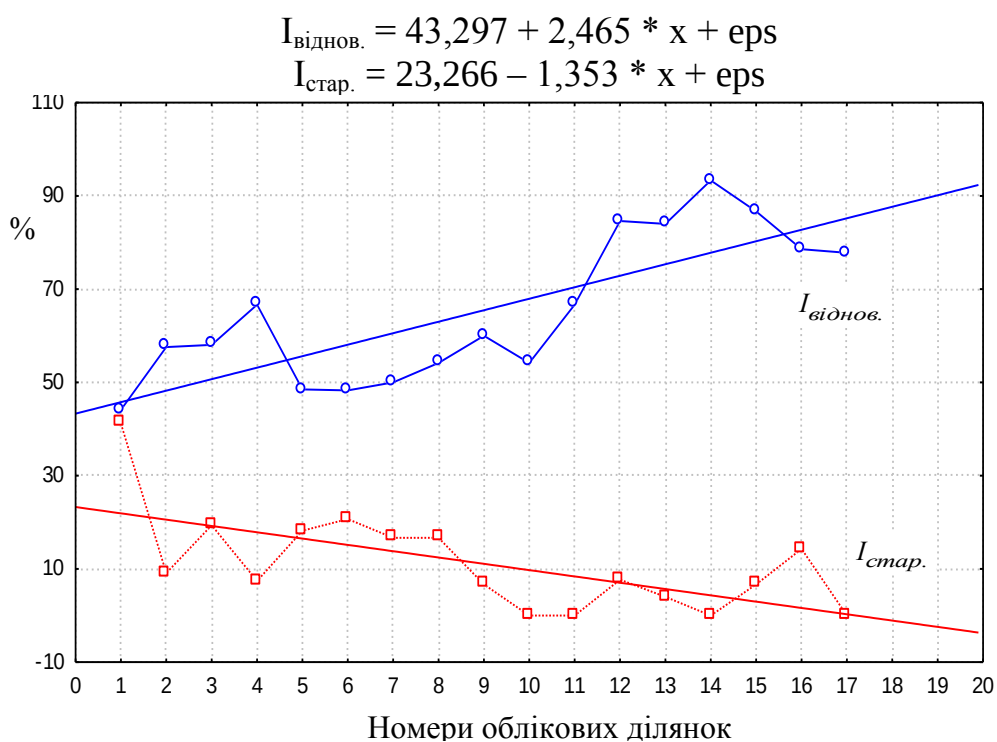


Рис. 4.43. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних кущів *V. myrtillus* у клоні № 1

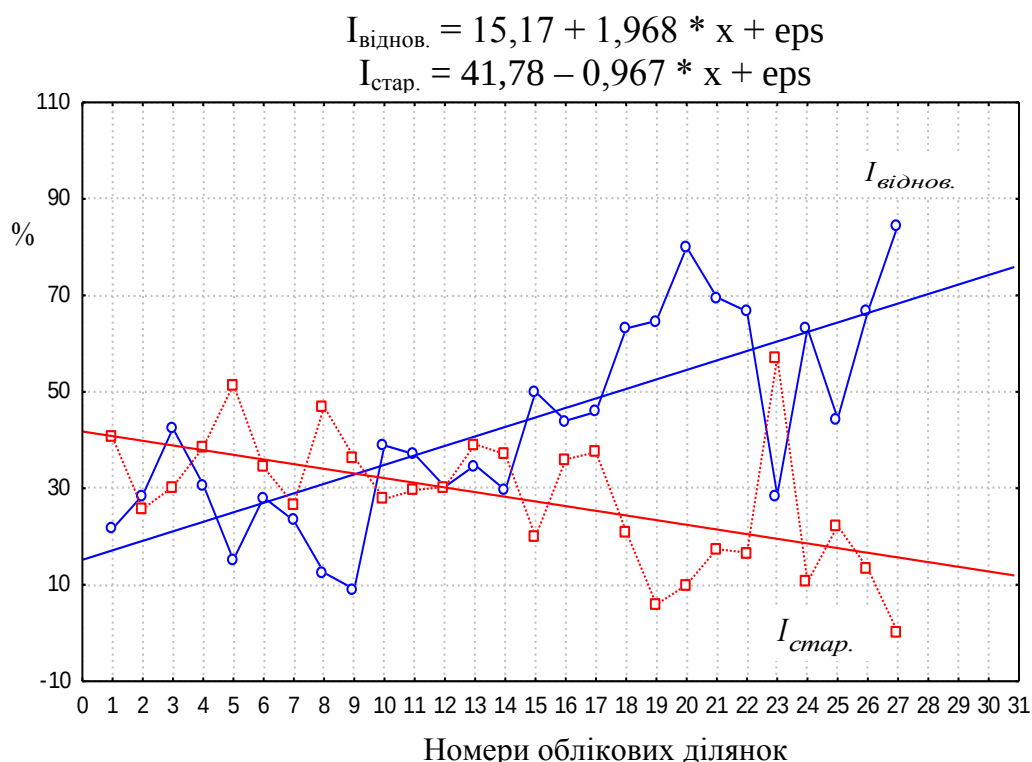


Рис. 4.44. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних кущів *V. myrtillus* у клоні № 5

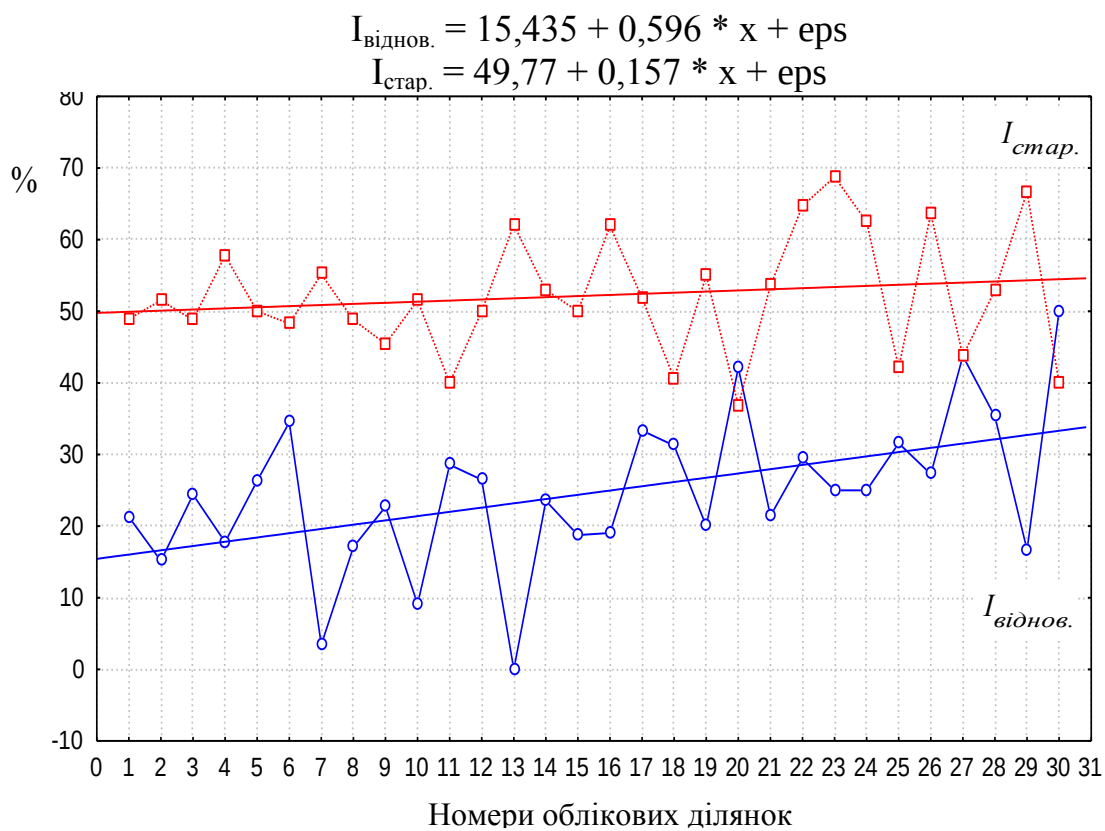


Рис. 4.45. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних кущів *V. myrtillus* у клоні № 6.

Це свідчить про ефективність розробленого нами статистико-графічного методу вікової оцінки клонів рослин, що утворюють клони.

Деталі розподілу парціальних кущів різного вікового стану після зон клону залежать здебільшого від його віку.

Унаслідок узагальнення здійснених досліджень будови клонів *V. myrtillus* у лісах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» було створено чотири моделі варіанту будови клонів, які відрізняються співвідношенням парціальних кущів різного вікового стану і їх розміщенням у клоні (рис. 4.46). Ці схеми відображають процес послідовного розвитку внутрішньоклонової структури.

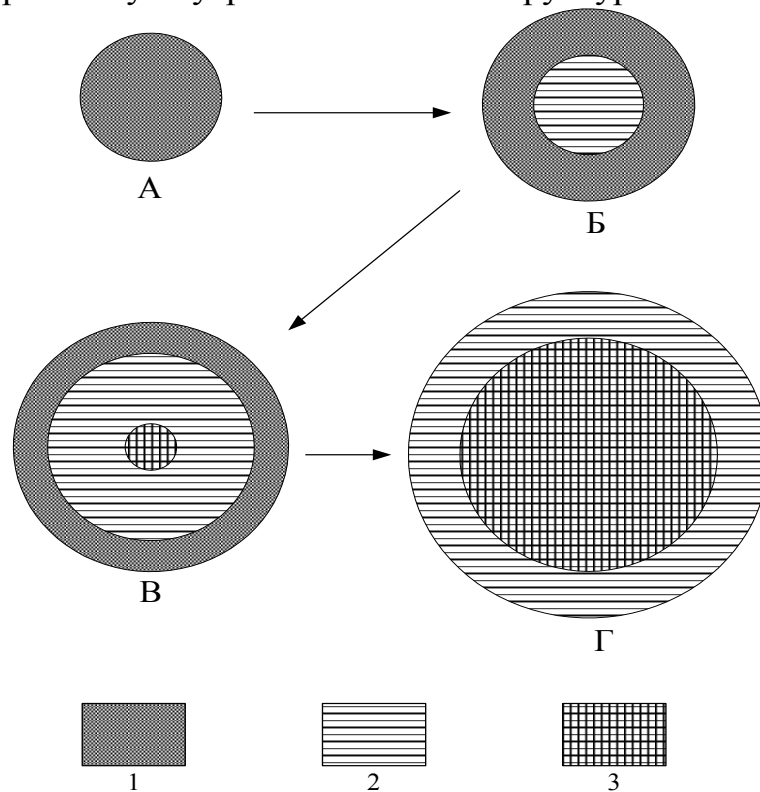


Рис. 4.46. Схема моделей будови клонів *V. myrtillus* на різних етапах розвитку: А – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні парціальні кущі; Б – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні, віргінільні та генеративні парціальні кущі; В – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні, віргінільні, генеративні та післягенеративні парціальні кущі; Г – клон, у побудові якого беруть участь парціальні кущі віргінільного, генеративного та післягенеративного вікових станів. 1 – сукупність парціальних кущів інвазійного типу; 2 – сукупність парціальних кущів нормального типу; 3 – сукупність парціальних кущів регресивного типу

***Vaccinium vitis-idaea*.** В умовах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» основним способом поширення популяцій *V. vitis-idaea* є вегетативне розмноження внаслідок утворення нових

особин з бічних бруньок, розташованих на кореневищах. Парціальні кущі та підземні горизонтальні пагони в сукупності утворюють клони *V. vitis-idaea*. Клони брусниці пухкі і часто зливаються та взаємопроникають один в один (Пааль, 1989).

Виділено шість клонів брусниці різного віку. Аналіз показав, що формування клону *V. vitis-idaea* розпочинається з утворення навколо первинного куща дочірніх парціальних кущів, які, у свою чергу, утворюють нові підземні пагони розселення, що дають початок іншим парціальним кущам і т.д. У досліджуваних лісових асоціаціях ізольовані клони брусниці мали в діаметрі від 15 до 30 м при більш-менш округло-еліптичній формі. Щільність парціальних кущів у таких клонах дещо відрізнялася, але в середньому була на рівні 120–180 шт./м². В усіх клонах щільність знижувалася від центру до периферії клону (рис. 4.47–4.48). Це зниження апроксимувалося рівнянням регресії вигляду $y = 34,6 - 1,1x$. Віковість клонів була різною. Із шести описаних і закартованих клонів брусниці були два молоді, два середньовікові і два старі клони (табл. 4.9). У молодих клонів індекс відновлювання становив 54–66% при індексі старіння 9–14%. У старих клонах індекс старіння був на рівні 46% при індексі відновлювання 14–17%. Інші клони мали проміжні значення цих індексів. Клонів брусниці, які знаходяться в стані виявленої старіючої деградації, у лісах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» нами не було виявлено. Оцінювані як «старі» клони брусниці мали індекс генеративності не нижче ніж 60%.

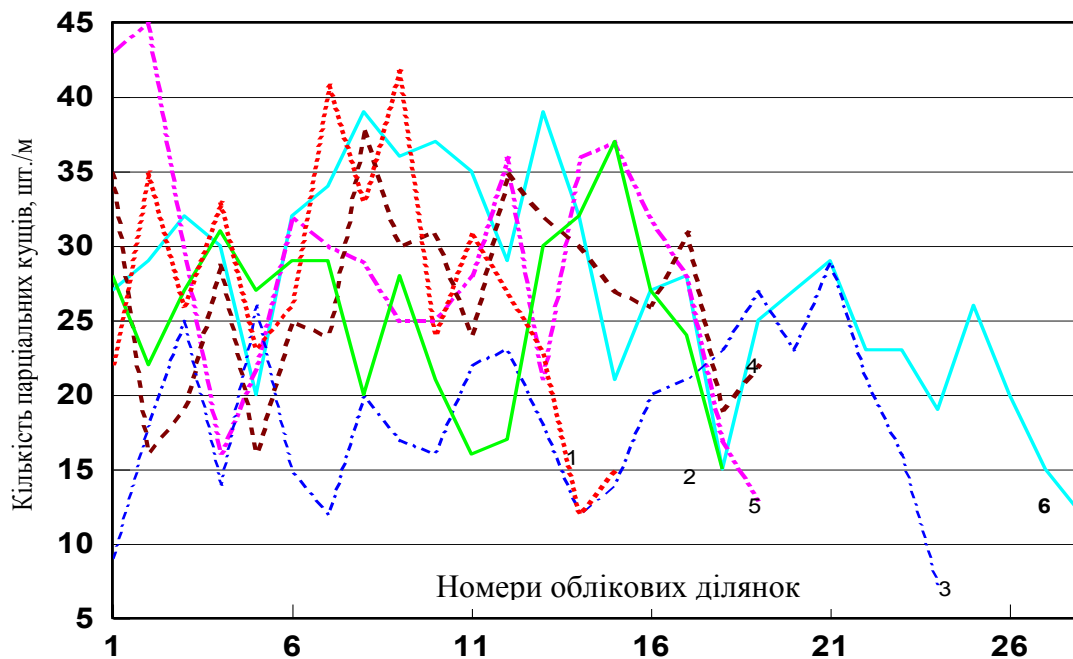


Рис. 4.47. Зміна кількості парціальних кущів *V. vitis-idaea* на облікових ділянках від центру (зліва) до периферії клонів (1–6 – номери клонів)

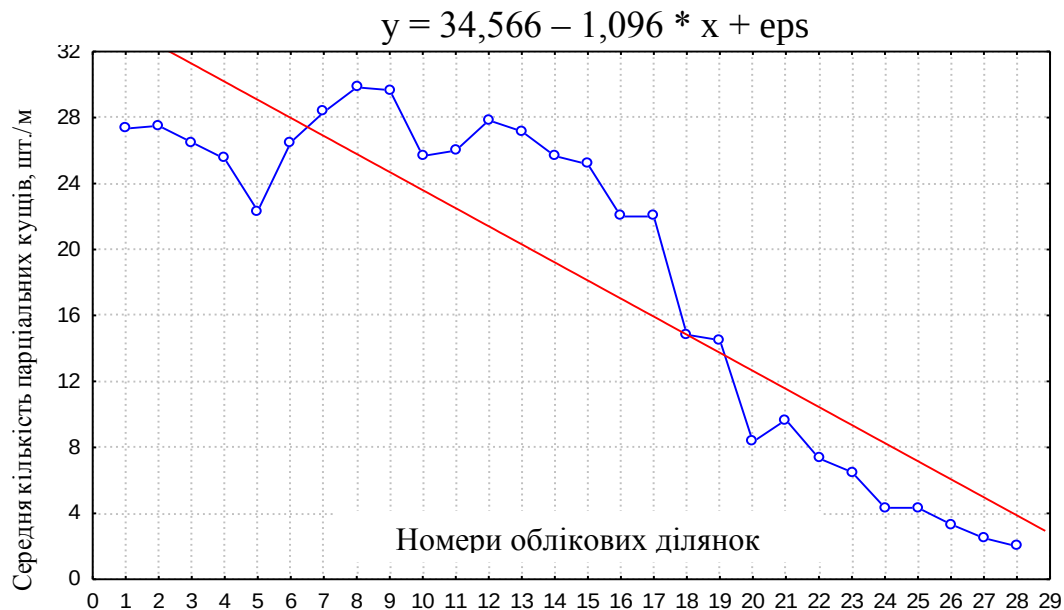


Рис. 4.48. Зміна середньої кількості парціальних кущів *V. vitis-idaea* на ділянках від центру (зліва) до периферії клону

Таблиця 4.9. Віковий статус клонів *V. vitis-idaea* у лісових асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Клони	I _{віднов.}	I _{стар.}	I _{генер.}
1	66,6	14,5	29,3
2	17,6	46,4	67,1
3	14,3	46,1	62,4
4	24,5	22,9	69,3
5	54,4	9,9	45,4
6	34,2	10,8	64,6

Для клонів різного вікового стану було характерним розміщенням ліній регресій індексів відновлювання і старіння. У молодих клонах ці лінії були розташовані на графіках так: перша нижче, друга вище, у старих їх положення було зворотним, а в середньовікових клонах ці лінії регресії перетиналися (рис. 4.49–4.51). 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 40% іматурних і віргінільних парціальних кущів, у середньовікових клонах пік чисельності таких парціальних кущів зміщується в проміжну зону. 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.

$$I_{\text{віднов.}} = 52,665 + 1,748 * x + \text{eps}$$

$$I_{\text{стар.}} = 18,769 - 0,53 * x + \text{eps}$$

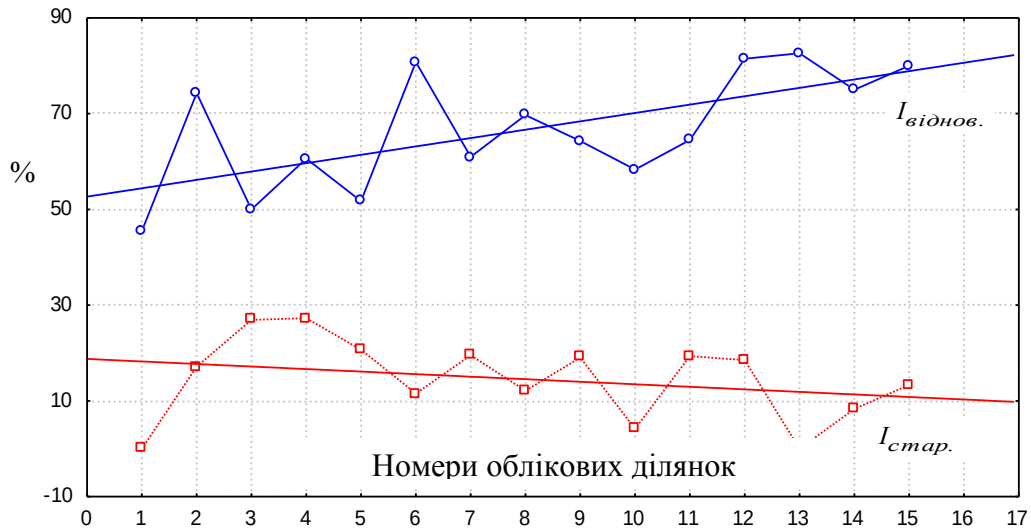


Рис. 4.49. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних кущів *V. vitis-idaea* у клоні № 1

Проміжна зона представлена парціальними кущами генеративного і старого вегетативного вікових станів (субпопуляція парціальних кущів нормального типу). Периферична зона представлена здебільшого передгенеративними парціальними кущами (субпопуляція парціальних кущів інвазійного типу).

$$I_{\text{віднов.}} = -3,875 + 2,836 * x + \text{eps}$$

$$I_{\text{стар.}} = 41,477 - 1,856 * x + \text{eps}$$

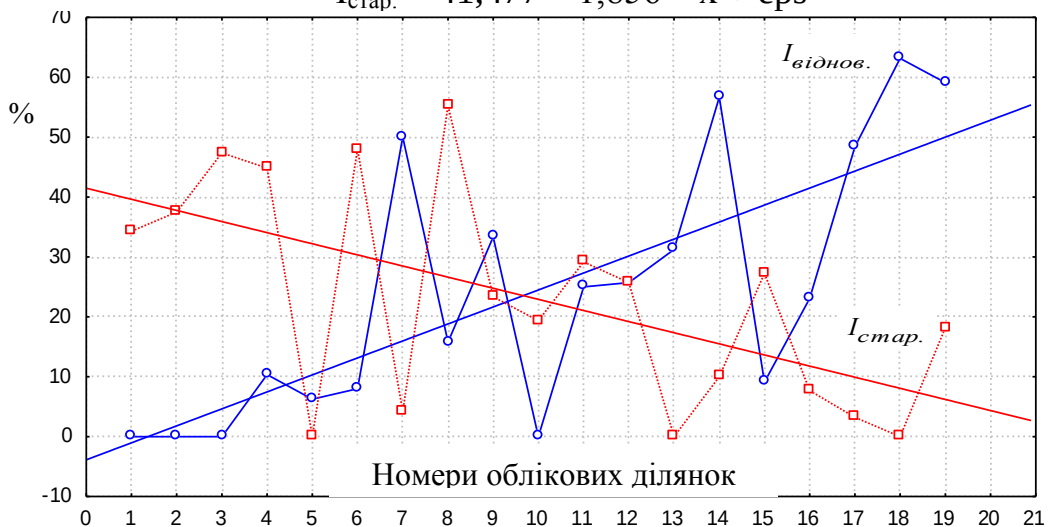


Рис. 4.50. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних кущів *V. vitis-idaea* у клоні № 4

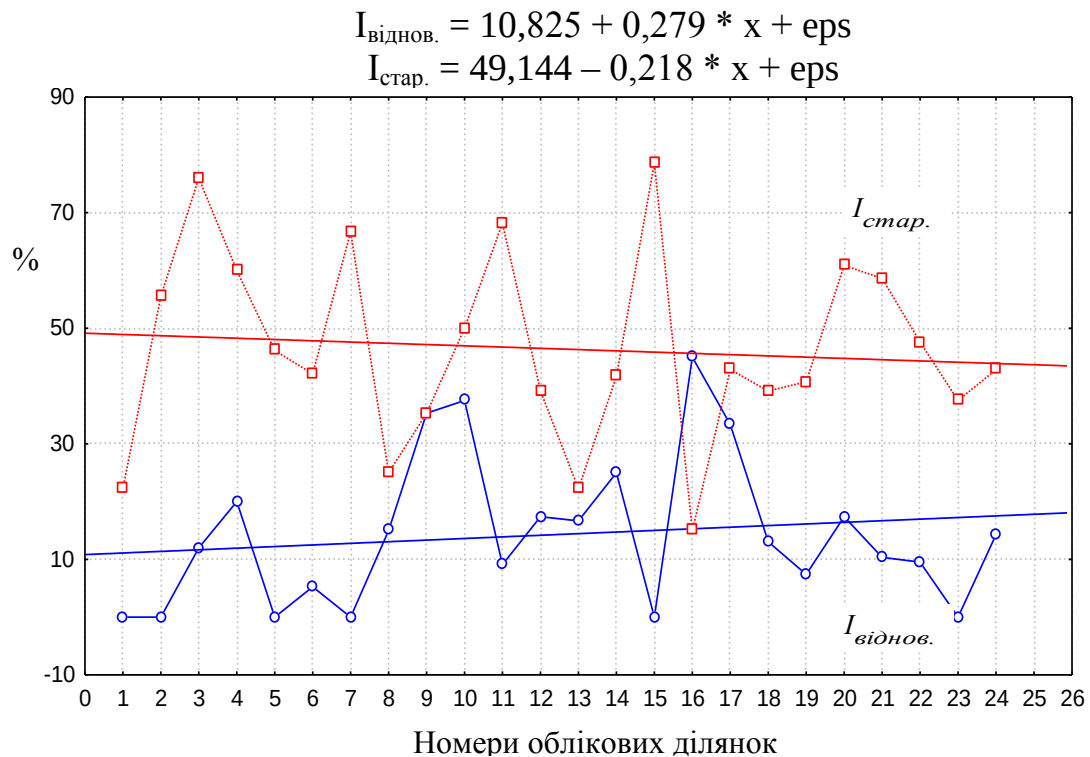


Рис. 4.51. Зміна значень індексу відновлювання та індексу старіння парціальних кущів *V. vitis-idaea* у клоні № 3

У результаті узагальнення популяційних досліджень будови клонів *V. vitis-idaea* в Національному природному парку «Деснянсько-Старогутський» було створено п'ять моделей варіанту будови клонів, що відрізняються співвідношенням парціальних кущів різного вікового стану та їх розміщенням (рис. 4.52).

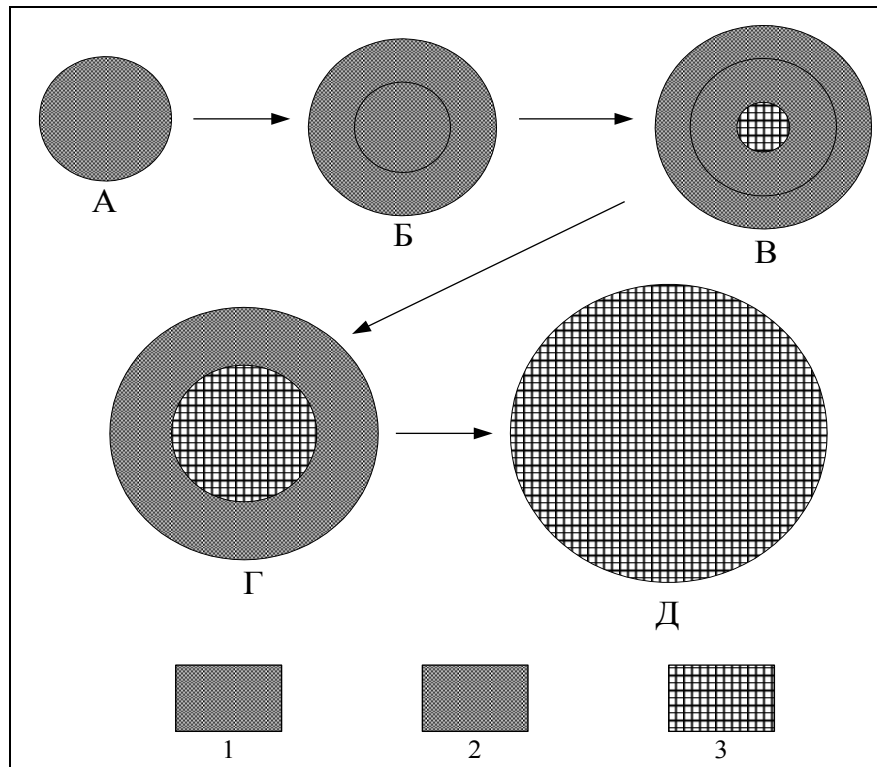


Рис. 4.52. Схема моделей будови клонів *Vaccinium vitis-idaea* на різних етапах розвитку: А – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні парціальні кущі; Б – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні, віргінільні та генеративні парціальні кущі; В – клон, у побудові якого беруть участь віргінільні, генеративні та післягенеративні парціальні кущі; Г – клон, у побудові якого беруть участь парціальні кущі віргінільного, генеративного та післягенеративного вікових станів; Д – клон, у побудові якого беруть участь післягенеративні парціальні кущі. 1 – сукупність парціальних кущів інвазійного типу; 2 – сукупність парціальних кущів нормального типу; 3 – сукупність парціальних кущів регресивного типу.

4.6. Репродуктивний цикл

Встановлено, що основні показники генеративного розмноження рослин трав'яно-чагарничкового ярусу, що утворюють клони, залежать від виду рослин і знаходяться під впливом еколого-ценотичних факторів. Вони наведені в табл. 4.10.

В *A. podagraria* вага генеративних органів варіювала від 0,7 до 1,5 г і була найбільшою в асоціації *Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum*. Значення RE становили 10,9–15,8% і були максимальними в асоціації *Quercetum coryloso-aegopodiosum*. Це підтверджують дані М.Г. Баштового (1991) про те, що величина репродуктивного зусилля є вираженням тактики захисту рослин від стресових факторів.

Таблиця 4.10. Середні параметри генеративного розмноження рослин трав'яно-чагарничкового ярусу

Асоціації*	N _{±r} , шт./	WG, г	RE %	Кількість генер. пагонів, шт.
<i>A. podagraria</i>				
I	12,03±13,77	0,71±0,07	15,8±2,49	-
II	200,7±17,00	1,50±0,12	13,4±0,73	-
III	88,2±14,16	1,07±0,24	10,9±2,17	-
<i>A. europaeum</i>				
I	-	0,47±0,02	17,7±1,23	-
II	-	0,41±0,02	18,1±0,53	-
III	-	0,34±0,01	25,6±3,48	-
<i>C. pilosa</i>				
I	-	0,13±0,005	9,8±1,55	-
II	-	0,12±0,006	7,5±0,75	-
III	-	0,15±0,09	7,8±0,37	-
<i>C. vulgaris</i>				
I	6,6±0,93	0,07±0,001	2,5±0,61	11,3±0,35
II	6,6±0,17	0,05±0,001	2,8±0,63	7,2±0,66
III	8,9±0,34	0,08±0,002	1,8±0,45	18,8±0,62
<i>M. caerulea</i>				
I	-	1,31±0,07	41,7±4,8	-
II	-	1,22±0,04	45,5±8,28	-
III	-	1,25±0,05	34,0±4,26	-
<i>S. holostea</i>				
I	1,07±0,07	0,26±0,03	22,9±1,78	-
II	1,09±0,005	0,34±0,93	32,7±2,93	-
III	1,04±0,009	0,27±0,04	25,5±0,04	-
<i>V. myrtillus</i>				
I	8,2±0,8	3,28±0,92	48,6±1,41	-
II	188,0±14,1	82,6±13,16	54,4±0,93	-
III	33,8±0,8	3,31±0,92	27,0±1,61	-
IV	98,4±1,2	60,1±11,20	6,8±0,94	-
V	95,1±6,2	37,3±2,20	11,3±1,22	-
<i>V. vitis-idaea</i>				
I	41,0±9,32	17,7±1,62	24,4±1,56	
II	23,3±1,39	7,3±0,61	20,2±1,30	
III	77,3±16,5	28,5±8,71	13,6±0,61	
IV	17,0±0,61	0,2±0,03	21,7±0,12	

Примітка. Нумерація асоціацій відповідає табл. 4.1.

Частка генеративних особин у популяціях *A. europaeum* становила 21,3–58,7% і була найбільшою в асоціації Querceto-Pinetum asarosum. Вага генеративних структур дорівнювала 0,3–0,4 г при RE від 17,7 до 25,6%. Найбільше значення RE було також в асоціації Querceto-Pinetum asarosum.

Особливістю розмноження *C. pilosa* є низька вага генеративних органів: 0,12–0,15 р. Частка генеративних кущів у популяціях становила 38,8–62,4%. RE дорівнювало 9,8–7,53% і виявлялося найбільшим в асоціації Querceto-Pinetum caricosum (pilosae).

Частка генеративних парціальних кущів *C. vulgaris* у лісових асоціаціях становила 15,1–67,4%. В асоціації Betuleto-Pinetum callunoso-myrttilosum ця частка була найменшою, у ній формувалася найменша кількість квіток і плодів у розрахунку на один генеративний пагін. Максимальні показники генеративності були в асоціації Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum.

У *M. caerulea* частка генеративних особин у лісових екосистемах становила 11–20% і була найбільшою в асоціації Betuleto-Pinetum molinosum. Загальна вага генеративних структур перебувала в амплітуді 1,2–1,4 г, а RE 34,0–41,7%. Мінімальна величина RE зафіксована в асоціації Betuleto-Pinetum molinosum.

Частка генеративних парціальних кущів *S. holostea* у лісах становила 19–33% і була найбільшою в асоціації Querceto-Pinetum stellariosum, однак інші репродуктивні морфопараметри були максимальними в асоціації Quercetum coryloso-caricoso (pilosae)-stellariosum.

У *V. myrtillus* частка генеративних парціальних кущів у різних асоціаціях становила 46–88% і виявилася найбільшою в асоціаціях Pinetum molinoso-myrttilosum і Betuletum molinoso-myrttilosum. В асоціації Pinetum molinoso-myrttilosum була найбільшою кількістю і вагою плодів. Середній їх вихід становив 3,3–92,6 г/м², тобто значною мірою варіював і за асоціаціями, і за роками. RE перебувало в діапазоні 5,4–54,4%.

Частка генеративних парціальних кущів *V. vitis-idaea* становила 8,7–34,5% і була найбільшою в асоціації Betuleto-Pinetum vaccinoso-myrttilosum і Querceto-Pinetum vaccinoso-myrttilosum. Асоціації Querceto-Pinetum vaccinoso-myrttilosum відрізнялась і найбільшим виходом плодів з одиниці площі. Цей показник варіював за асоціаціями від 0,2 до 28,5 г/м². Зафіксовано позитивну кореляцію виходу плодів з розміром парціального куща ($v = +0,64$). RE становить 13,6–24,4%.

У цілому, генеративність досліджуваних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу визначалась еколого-ценотичними умовами, і тому закономірно змінювалася від асоціації до асоціації.

РОЗДІЛ 5

РІСТ І ФОРМОУТВОРЕННЯ У ВЕГЕТАТИВНО-РУХОМИХ РОСЛИН

5.1. Загальні особливості морфологічної структури

На перших етапах у XIX – на початку XX століття вивчення морфологічної структури рослин нижніх ярусів лісів здійснювалося на основі їх суто якісних особливостей. У другій половині минулого століття і на цей час склався новий напрям – морфометрія рослинних організмів, яка в основу опису морфології рослин поклала кількісні ознаки.

Як основну одиницю популяційного морфометричного аналізу використовують особину – генет або її самостійну частину – рамет. Оскільки всі досліджувані види рослин здатні до вегетативного розмноження, визначення елементарної особини як облікової одиниці фітодемографічного дослідження становить певні проблеми. 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 (Работнов, 1951).

Нині морфометричний метод є одним із перспективних для вивчення росту і продуктивного процесу в рослин. Йому присвячені роботи П. Редфорта (Radford, 1967), І.В. Карманової (1970), Дж. Квет (Kvet et al., 1971), Р. Хант (Hunt, 1978), К.Л. Бідлла (1989) та ін. Основні морфометричні параметри, використовувані для характеристики стану рослин, наведені в табл. 5.1.

Таблиця 5.1. Статистичні метричні морфологічні параметри

Параметр	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_l	г
Кількість пагонів	N_S	шт.
Кількість 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

Важливу інформацію про статус рослин дають порівняльні параметри, що називають *алометричними* (табл. 5.2). Вони становлять собою відношення оцінок двох окремих органів рослин або оцінок розвитку окремих органів стосовно рослини в цілому.

Таблиця 5.2. Статистичні алометричні морфологічні параметри

Параметр	Умовне позначення	Розмірність
Площа листків на одиницю фітомаси	LAR	см ²
Площа листків на одиницю фітомаси листків	SLA	см ²
Фотосинтетичне зусилля	LWR	г/г
Відносний приріст по висоті	HWR	см/г
Репродуктивне зусилля	RE	г/г або г/см ²

Облік алометричних параметрів добре зарекомендував себе в популяційних дослідженнях (Марков, 1998). Найбільш корисними й інформативними є такі оцінки, як фотосинтетичне і репродуктивне зусилля. **Фотосинтетичне зусилля** – це відношення ваги листків до загальної ваги рослини. Воно показує, яку частку фітомаси рослина витрачає на утворення листків як головних органів фотосинтезу. Іноді, більш наочно, фотосинтетичне зусилля може бути виражене у формі відношення розміру листкової поверхні до загальної фітомаси. У такому разі воно показує, який розмір фотосинтетичної поверхні припадає на одиницю загальної ваги всієї рослини.

Репродуктивне зусилля характеризує внесок речовин до органів розмноження і становить собою відношення ваги (або кількості) зачатків розмноження стосовно загальної ваги рослини.

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

$$AGR = (W_2 - W_1) / dT,$$

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 порівнювати рослини, які істотно відрізняються за розміром. Так, абсолютний приріст, що складає один грам, у сходів може оцінюватися як великий, а в дорослих особин – як дуже низький.

Це зумовило необхідність розробки в морфометричному аналізі показників відносної швидкості росту (R), коли приріст фітомаси за певний проміжок часу відносять до одиниці загальної ваги рослини або її загальної листової фотосинтетичної поверхні (Burdon et al., 1980):

$$R = (1/W) (dW/dT),$$

$$R' = (1/A) (dW/dT),$$

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

Ці диференційні 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:

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

де T – інтервал часу в добі.

У графічному вираженні відносна швидкість росту показує крутизну нахилу кривої росту до осі абсцис.

Звичайно, морфометричні параметри поділяють на параметри прямого виміру й розрахункові. Однак 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 певний час, і динамічними – якщо параметри оцінюють процес росту або утворення біопродукції (табл. 5.3–5.4).

Вони обчислювалися за такими формулами:

$$\begin{aligned}LAR &= A/W, \\SLA &= A/W_L, \\LWR &= WL, \\HWR &= H/W.\end{aligned}$$

Таблиця 5.3. Динамічні метричні морфологічні параметри

Параметр	Умовне позначення	Розмірність
Абсолютна швидкість росту	AGR	г/день
Абсолютна швидкість формування листової поверхні	AGRA	см ²
Відносна швидкість росту	RGR	г/г/день
Відносна швидкість формування листової поверхні	RGRA	см ² /см ² /день
Тривалість існування фітомаси	BMD	г/день

Таблиця 5.4. Динамічні алометричні морфологічні параметри

Параметр	Умовне позначення	Розмірність
Неттоасиміляція	NAR	г/см ²
Продуктивність формування листової поверхні	LARI	см ² /г/день

У загальній екології рослин репродуктивні зусилля (RE) прийнято обчислювати як часткову алокацію (внесок) органічних речовин у генеративні органи. Для цього застосовується формула

$$RE = (WG/W) 100 \, \%.$$

При оцінці росту незамінними є динамічні метричні параметри (табл. 5.3). Вони показують темпи приросту і накопичення біопродукції за певний проміжок часу. Використовуються такі формули:

$$AGR = (W_2 - W_1) / T,$$

$$AGRA = (A_2 - A_1) / T,$$

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

$$RGRA = (\ln A_2 - \ln A_1) / T,$$

$$BMD = [(W_2 - W_1) / (\ln W_2 - \ln W_1)] / T,$$

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

Загальний хід продуктивного процесу рослин обчислюють як нетто-асиміляцію (табл. 5.4) (або як її іноді називають – чисту продуктивність фотосинтезу). Вона розраховується за формулою

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

За такого способу обчислення нетто-асиміляції акцент робиться на накопиченні сухих речовин у процесі діяльності фотосинтетичного апарату. Як альтернативний показник корисну інформацію дає обчислення LARI:

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

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

Морфометричні ознаки, особливо темпи росту рослин і їх розмір, є надійним індикатором зміни еколого-ценотичних умов. Найчіткіше ці розходження виявляються в генеративній фазі життя рослин, тому здебільшого вони обчислювались й аналізувались для g2 особин.

Мінливість морфометричних параметрів оцінюють за коефіцієнтом варіації. Згідно з С.А. Мамаєвим (1972), мінливість до 7% розглядали як дуже низьку, близько 13–20% – як середню, більше ніж 40% – як дуже високу.

Морфологічна структура лісових трав мінлива і пластична. Залежно від еколого-ценотичних умов морфометричні параметри основних вегетативних і генеративних органів можуть статистично суттєво змінюватися. Для ілюстрації можуть бути наведені дані Є.В. Невидимової. За Є.В. Невидимовою (2012) у дібровах лісової зони лісові трави характеризуються такими показниками *Urtica dioica* росте тут рясно. Її 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 пластівки $10 \pm 0,53$ 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 дослідниці у сосняку чорничному домінантом трав'яно-чагарничкового ярусу є *Vaccinium myrtillus* L. Середня висота стебла чорниці становить $28 \pm 0,53$ см, середня довжина і ширина листової пластівки $1,3 \pm 0,47$ і $0,9 \pm 0,23$ см відповідно. Ягоди $1,2 \pm 0,43$ см в діаметрі. Ценопопуляція чорниці повночленна.

Морфологічна структура будь-яких рослин формується за шкалою часу, і тому є різна в різною онтогенетичних станах особин. Як модельний приклад розглянемо морфологічну структуру брусниці (*Vaccinium vitis-idaea*). Вона виконана на підставі описів автора і літературних даних (Тимошок, 1992; Прокопьева, 2006; Чиркова, 2007, 2008).

ПРОРОСТКИ брусниці однопагінні, 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 слабо. Коренева система представлена головним і нечисленними бічними коренями другого порядку.

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.

ВІДМИРАЮЧІ рослини представлені системою скелетних осей темного кольору. Листя зазвичай немає або 1–2 усохлі. Коренева система відмирає або чорного кольору.

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

5.2. Морфогенез групи модельних видів лісових екосистем

Крім спільних особливостей морфологічної структури лісових трав і чагарничків, що становлять основу живого надґрунтового покриву в лісових екосистемах північно-східної частини України, їм властиві індивідуальні особливості. Розглянемо на прикладі групи модельних видів, найбільш характерних для типових лісових екосистем цього регіону.

***Aegopodium podagraria* L.** *A. podagraria* – багаторічна довгокореневищна полікарпічна трав'яниста рослина, популяції якої широко представлені в дубових, мішаних та осикових лісах.

Ця рослина привертає увагу багатьох дослідників (Длусский, 1998; Лавриченко, 1985; Огиевский, 1982) як один з домінантів трав'яного покриву широколистяних лісів. Значний цикл робіт, що стосуються *A. podagraria*, виконано О.В. Смирновою (1974).

A. podagraria належить до явно поліцентричної біоморфи. Основним чинником нормального росту і розвитку *A. podagraria* є достатнє забезпечення вологою (Кессел, 1982), що також було зафіксовано в умовах північно-східної України.

Життєва стратегія К-типу (Grime, 1975). За Н.А. Тороповою (1980), вона належить до конкурентних видів. Стосовно підросту деревних порід є як активним конкурентом (Огиевский, 1982).

Період проростання насіння розтягнутий на 2–3 роки. В умовах лісових екосистем регіону сходи засвідчуються рідко. Насіння *A. podagraria* має надземний тип проростання. Сім'ядолей дві, вони лінійно-ланцетні з довгими черешками. З появою справжніх листків їхня морфологія ускладнюється: вони стають більш розсіченими (Горышина, 1970). В окремі роки в рослин відбувається дві генерації листків – весняна і літня. Листки другої генерації залишаються зеленими майже всю зиму. Тип наростання рослин симподіальний.

Залежно від умов яглиця зацвітає на 2–4 роках життя. Тривалість генеративного періоду 3–5 років. Суцвіття – складний зонтик, крайні

квітки в якому зазвичай безплідні. Висота квітконосних пагонів 26–116 см. Один пагін може давати більше ніж 2 тис. квіток (Тимошевська, 1985). Рослини протерандричні. Окремі квітки залишаються відкритими 6–8 днів, а загальна тривалість цвітіння *A. podagraria* досягає 30–36 днів. Тип цвітіння денний. Запилення комахами. Воно не спеціалізоване, на квітках зареєстровано більше 200 видів комах. Плід – вислоплідник, що розпадається після дозрівання на два мерикарпія. Насіннєва продуктивність від 240–360 до 1200–2800 шт. насінин/пагін (Смирнова, 1974).

Рослини *A. podagraria* добре розмножуються вегетативно. У лісових екосистемах цей тип розмноження є панівним. Початок активного вегетативного розмноження збігається з переходом рослин у генеративний стан. При вегетативному розмноженні з пазушних бруньок первинного моноподіального пагона формуються плагіотропні підземні кореневища з лускатими листками, пазушними бруньками і придатковими коренями. Кореневища лежать на глибині 3 см. Довжина кореневищ може досягати 8 м. Хоча В.М. Голубєв (1956) не відносив *A. podagraria* до довгокореневищних рослин, але в умовах північно-східних лісів України вона реалізує саме цей тип морфогенезу. Звичайно на шкірному вузлі є 11–15 шт. придаткових коренів. Довжина окремих міжвузлів кореневища залежно від умов зростання варіює від 2,17 до 9,79 см. У широколистяних лісах нами була зафіксована довжина міжвузлів у межах 4–8,5 см.

Після завершення активного горизонтального росту такі кореневища починають рости ортотропно й утворюють надземні парціальні пагони, які мають розетки листків. Таким чином формується пухкий клон.

За розрахунками О.В. Смирнової (1974), тривалість великого життєвого циклу *A. podagraria* досягає 50 і більше років. Досліди зі штучним вирощуванням *A. podagraria* доводять, що в сприятливих умовах рослини дуже швидко розвиваються (Рысина, 1973). Вже в перший рік життя в них формуються розеткові пагони з 9–12 листками, а в пазухах 5–8-го листків з'являються кореневища довжиною до 30 см. Сумарна довжина кореневищ в однорічної рослини досягає 2 м. До кінця третього року життя одна материнська особина утворює до 30 дочірніх розеткових парціальних кущів. Частина з них цвіте вже на третьому році життя.

Коренева система рослин складається з первинних коренів, які потім швидко відмирають, і значної кількості придаткових. Розміщуються корені у верхніх горизонтах 25–30 см ґрунту. Крім звичайних, у *A. podagraria* є товсті м'ясисті корені, які виконують запасальну та втягувальну функції. Корені яглиці мікотрофні.

У цілому, генет становлять собою систему моноподіально нарастаючих розеток (парціальних кущів), пов'язаних між собою плагіотропними кореневищами. Такі розетки формуються щороку з

пазушних бруньок пагонів попередніх порядків. У живому стані розетки рослин зберігаються тільки один рік.

***Asarum europaeum* L.** *A. europaeum* – багаторічна полікарпічна трав'яниста рослина, популяції якої часто домінують у нижніх ярусах широколистяних і мішаних лісів на північному сході України. Вона є характерним супутником дуба.

Насіння *A. europaeum* в умовах лісових фітоценозів проростає навесні або восени. Тип проростання – надземний (Сидорук, 1973).

Головний корінь розвинений добре, але згодом він відмирає, і тоді коренева система складається з придаткових коренів, довжина яких від 3 до 40 см. Корені в дерново-підзолистому і сірому лісовому ґрунтах проникають на глибину до 10 см. Вони мають ендотрофну мікоризу.

За класифікацією Е.Л. Любарського (1967), *A. europaeum* – довгокореневищна рослина. Кореневища плагіотропні, бурого кольору, відростають з пазушних бруньок моноциклічних пагонів (Смирнова, 1968). Основна маса кореневищ залягає на глибині 1–2 см. На кореневищах формується до 15-ти річних пагонів довжиною до 5 см. Наростання кореневищ симподіальне. Довжина річного приросту до 5 см. На кореневищах з пазушних бруньок утворюються парціальні кущі, які в сукупності формують клони. Тривалість життя окремого парціального куща – до 9 років (Смирнова, 1974).

Надземний пагін до цвітіння наростає моноподіально. У пазусі верхнього серединного асимілюючого листка розвиваються бруньки відновлення (Steinhübel, 1972). 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.

Цвітіння *A. europaeum* починається на 5–7 роках життя парціального куща. З цього часу ріст рослин стає симподіальним. Цвітіння більш рясне на освітлених місцях. У лісах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» і в суміжних лісових масивах *A. europaeum* зацвітає наприкінці квітня – початку травня. Тривалість цвітіння – близько 20 днів. При цвітінні послідовно змінюють одна одну тичинкова, двостатева та маточкова фази. Квітки самозапильні (Рысіна, 1968), але не слід відкидати участі в запиленні квіток і дрібних комах. Насіння дозріває в червні-липні.

Зав'язь нижня, зверху злегка конічна. Плід в *A. europaeum* – м'ясиста синкарпна коробочка, що розкривається тріщинами. Насіння трикутно-

яйцеподібне з придатком до 4 мм у довжину і близько 2 мм у ширину. Кількість насінин у кожному гнізді зав'язі 1–4.

A. europaeum мезофіт, інтенсивність транспірації 0,04–0,28 г/г/рік. Сублетальний водний дефіцит має місце за 61% вологості рослин.

Тіньовитривалий. Листки мають два піки фотосинтезу: весняний – до розпускання листків на деревах і осінній – наприкінці вегетації.

Carex pilosa Scop. *C. pilosa* – багаторічна трав'яниста полікарпічна рослина кореневищно-пухкокущового типу. Це євразійський вид, характерний для широколистяних і мішаних лісів. У мішаних і широколистяних лісах північного сходу України *C. pilosa* – найбільш поширений домінант трав'яно-чагарничкового ярусу. За Н.А. Тороповою (1980), належить до конкурентних видів (віолентів Л.Г. Раменського).

Тип проростання насіння у *C. pilosa* надземний (Трофимов, 1963). У природних умовах проростки з'являються в червні на оголеному лісовому субстраті. У проростка довго зберігаються мішечок, головний корінь і мезокотиль. І з зростанням проростка формуються справжні опушені листки, що асимілюють.

На 3–4-м роках життя з великих пазушних бруньок формуються пагони іншого порядку, які складають парціальний кущ *C. pilosa*. Багаторічна система підземних пагонів дорослих особин осоки волосистої складається з плагіотропних кореневищ (Шик, 1953). Коренева система утворена придатковими коренями, що виникають у зонах кущіння розеткових пагонів й у вузлах плагіотропних кореневищ. Довжина коренів від 2 до 23 см. Розміщуються корені у верхній частині гумусового горизонту ґрунту, найбільша глибина їх проникнення, за нашими вимірами, 15 см. Кількість придаткових коренів у дорослої особини 8–10 шт. Бічні корені короткі й тонкі (0,15 мм).

Вегетативне розмноження починається в стані молодих генеративних особин, у віці 5–7 років. У лісах регіону цей спосіб розмноження переважає. Кореневища товщиною близько 2 мм. Вони розташовуються на межі ґрунтових горизонтів А0 і А1. Швидкість росту кореневищ 20–33 см/рік.

Парціальні кущі можуть мати форму розеток, вегетативних або подовжених генеративних. Наростання вегетативних пагонів симподіальне. Бруньки відновлення розміщуються в пазухах верхніх лускоподібних і нижніх асимілюючих листків. З цих бруньок утворюються нові як вегетативні і генеративні пагони, так і гіпогеогенні кореневища.

У дорослих рослин *C. pilosa* листки зимують, з ранньовесняним початком фотосинтезу. Пластинки листків лінійні, після країв вони мають волоски опушення. Довжина листків – до 30 см, ширина – до 10 мм.

Зацвітає осока волосиста на 5–6 році життя. У лісових екосистемах північного сходу України цвіте в травні. Тип цвітіння ранковий. Анемофіл.

Генеративні пагони несуть 5–7 асимілюючих листків. Суцвіття складається з 3–4 колосків. Чоловічий колосок один. Насіння дозріває в липні.

C. pilosa мезофіт. Інтенсивність транспірації – 0,05–0,46 г/г/год. Сублетальний водний дефіцит спостерігається при 44–68% вологості рослини (Горышина, 1975). Тіньовитривала. Пік фотосинтезу припадає на весну, до осені інтенсивність фотосинтезу поступово знижується. Рослина теплолюбна, до родючості ґрунту маловимоглива, оскільки є мезотрофом.

***Calluna vulgaris* (L.) Hull.** *Calluna vulgaris* (L.) Hull – багаторічний вічнозелений чагарничок, популяції якого часто домінують або співдомінують у нижніх ярусах лісових екосистем. Ксеромезофіт. Росте на бідних ґрунтах. В Україні звичайний як для соснових борів, так і для сфагнових боліт (Комендар, 1960). Має вічнозелені дрібні листки, які добре адаптовані до вітру й сухості. За сильного вітру вони складаються.

Краще зимує в місцях, де багато снігу. Слабкий конкурент (селиться або на сухих бідних ґрунтах, або на перезволожений зі сфагновим торфом).

Ріст рослин починається при досягненні напівсуми добової максимальної й мінімальної температур у 7,2 °С (Grace, 1973). Молоді рослини ростуть моноподіально, пізніше їх ріст змінюється на симподіальний (Ротов, 1960).

Ріст деревини пагонів найактивніший у середині літа, а нові генерації листків утворюються здебільшого в другу половину літа. За вегетаційний період одна рослина накопичує 2,8 г деревини і 6,5 г листків, тобто листки ростуть швидше.

Коренева система проникає в ґрунт на глибину до 30 см. Корені мають мікоризу (Эглите, 1953). Довгокоренева рослина. У сприятливих умовах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» утворюються кореневища довжиною до 70–100 см. Такі кореневища можуть існувати до 20 років і більше.

Цвіте *C. vulgaris* у липні-вересні. Це медонос другої половини літа. Збори меду можуть досягати 200 кг/га. Зацвітають рослини на 3–4 році життя. Запилення не спеціалізоване: має місце ентомофілія, анемофілія і самозапилення (Scharfetter, 1953). Великі особини несуть до 770 квітконосних пагонів, і за вегетацію одна рослина дає близько 90 тис. насінин (Ротов, 1960). Опадання насіння відбувається з листопада до весни. За допомогою вітру насіння розноситься на відстань до 400 м (Barclay-Estrup, 1975).

Помірно-ацидофільний вид, який росте в основному на ґрунтах із рН від 3,5 до 5,0 (Small, 1946). Уникає вапняних ґрунтів (Bernátsky, 1903). Добре реагує на азот. Стійкий до весняних і осінніх заморозків. Стійкий до посухи. *C. vulgaris* стійкий до пожеж. Після пожежі краще відростають молоді кущі (Kayll, 1965).

***Molinia caerulea* (L.) Moench.** *M. caerulea* – багаторічна злакова рослина заввишки 40–90 см з короткими повзучими підземними пагонами, з вегетацією в літній період. *M. caerulea* часто домінує в нижніх ярусах соснових, іноді мішаних лісів. Трапляється в широкій амплітуді умов. Рослина світлолюбна, олігомезотроф, мезогігрофіт. Помірно-ацидофільний вид, що росте в основному на ґрунтах із рН від 3,9 до 7,0 (Small, 1946). Оптимальне для рослин рН – 5,0 (Weis, 1960).

M. caerulea – характерний індикатор вологих і сирих борів і суборів. У місцях зростання значно розпушує ґрунт. Рослина чутлива до посух і весняних заморозків. Листки до 7 мм завширшки, прикореневі, лінійні, довгозагострені, з верхнього боку, зазвичай, з довгими, рідкими волосками.

Піхви довгі, замість язичка – рядок волосків. Стебла *M. caerulea* практично безлисті, із блакитнуватим відтінком, прямі, голі, при основі з вузлами. Рослина з довгими міцними коренями, утворює густі дернини. При розростанні нових пагонів *M. caerulea* формує куртини до 8–25 см у діаметрі. У подальшому внаслідок розростання кореневищ формуються клони.

В умовах лісових екосистем на північному сході України молінія цвіте з кінця липня до середини вересня. Суцвіття – вузька волоть до 30 см завдовжки. Колоски ланцетні, дещо стиснуті з боків, зазвичай темно-фіолетового кольору, складаються з 2–5 квіток.

Плоди *M. caerulea* – зернівки. Вони найкраще проростають за температури 22 °С вдень і 12 °С уночі в умовах довгого дня. Формує в ґрунті насіннєві банки, у середньому на глибині до 17,5 см при чисельності зернівок до 25 шт./м² (Baskin, 1998).

***Stellaria holostea* L.** *S. holostea* – багаторічна літньозимовозелена кореневоповзуча рослина з раннім початком вегетації, часто домінує в нижніх ярусах хвойних і хвойно-широколистяних лісів. Мезофіт. Характерна для непорушених дібров (Полякова, 1985) і молодих осичників (Сахаров, 1951). На думку багатьох дослідників, є типовим представником європейської широколистяної флори.

Проростки *S. holostea* в умовах лісових фітоценозів з'являються в другій половині літа і на початку осені. Зустрічаються вони рідко і характерні для місць з оголеним ґрунтом. Сім'ядолі ланцетні, головний корінь добре розвинений. З верхівкової бруньки формується ортотропний пагін, трохи опушений. До кінця осені на ньому утворюється від двох до п'яти пар справжніх листків. Ці сходи зимують зазвичай зеленими (Рысина, 1973).

У другий вегетаційний період триває ріст ортотропного пагона. У пазухах сім'ядоль і листків з'являються бічні пагони. Ці бічні пагони не однакові. 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. Листки на них лускоподібні, 3–7 см завдовжки і 4–7 мм завширшки, подовженозагострені, сизі.

Кореневища товщиною до 1 мм залягають на глибині 3–5 см. Унаслідок розростання кореневищ рослини формуються клони.

Стебло ніжне, пряме або напівлежаче, дещо опушене, гострочотиригранне, угорі розгалужене. Головний пагін за літо значно подовжується і розміщується горизонтально. На його вузлах з'являються корені, і він перетворюється на кореневище.

Бруньки майбутнього року закладаються в пазухах листків, які засихають (Шахова, 1972).

Різні структурні ознаки рослин *S. holostea* мають неоднакову норму реакції на вплив еколого-ценотичних факторів, у них і неоднакове варіювання в різних умовах зростання. Тому виявляється, що система кореляційних зв'язків між морфометричними параметрами в різних умовах у *S. holostea* різниться. Згідно з даними Н.С. Ростової (1991), у більш сприятливих умовах мінливість ознак і кореляції між ними зменшується.

S. holostea цвіте у квітні-червні. Плід – багатосім'яна коробочка. Насіння дозріває наприкінці липня. Воно починає проростати в тому самому вегетаційному сезоні, а іноді й після перезимівлі.

S. holostea маловимоглива до умов зволоження, але вимоглива до родючості ґрунту. На багатих і вологих місцях її чисельність менша. Стійка до витоптування.

***Vaccinium myrtillus* L.** *V. myrtillus* – багаторічний літньюзелений напівчагарничок. Первинний пагін нарастає моноподіально. Листки світло-зелені, тонкі, з черешками від 1 до 1,5 мм у довжину. За анатомоморфологічною будовою листків чорниця добре пристосована до розсіяного світла під шаром лісу (Каверзнева, 1972). Серцевина пагонів служить запасною тканиною. Корені мають мікоризу (Слободян, 1986).

Генеративна фаза в парціальних кущів настає у віці близько п'яти років. Квітки розміщені поодинокі в пазухах листків. Запилюється комахами і шляхом самозапилення. Генеративні бруньки закладаються наприкінці літа – початку осені року попереднього цвітіння (Ritchie, 1956). Від закладення бруньок до дозрівання плодів проходить близько 14 місяців (Тяк, 1984). У умовах ДСНПП чорниця цвіте в травні-червні. Плід – ягода, до 1 см у діаметрі і вагою до 1 г. Найбільша репродуктивна здатність характерна для пагонів 3 і 4-го порядків. Знижують цвітіння і плодоношення як жарка осінь, коли закладаються генеративні бруньки, так і низька температура навесні, у період початку цвітіння (Исаева, 2002). Зв'язок урожайності ягід чорниці з гідротермічним коефіцієнтом визначається рівнянням $Y = -3,0 + 14,0 (X_2)$. Краще плодоношення

засвідчується за освітленості 25–35% від повної, що відповідає повноті деревостану в 0,6–0,8. Насіння в темряві не проростає (Мазанина, 1999).

Проростки в лісах регіону з'являються в першій половині літа, але сходів чорниці мало як на болотах, так і в лісах. Ягоди поїдають дрібні гризуни і пташки, але тільки 1% насіння проходить через їх травний тракт і не втрачає схожості (Нечаєв, 2001). Ґрунтовий банк майже не створюється: за три роки схожість насіння в ґрунті знижується з 90 до 20% (Welch, 2000).

Чорниця – довгокореневищна рослина. Кореневище може досягати до 1 м в довжину. Розташовуються кореневища з придатковими коренями в нижній частині підстилки і верхній частині горизонту А1. З цієї причини Л.І. Кірікова (1972) відносить чорницю до кореновипідстилкових видів рослин. Вегетативне розмноження і формування парціальних кущів відбувається, в основному, унаслідок розростання кореневищ. У Карпатах це взагалі основний спосіб росту і розмноження (Берко, 1970), це характерно і для північного сходу України.

Завдяки вегетативному розмноженню *V. myrtillus* формує клони. Морфоструктурною одиницею організації клонів є парціальний кущ. Висота парціальних кущів – від 15 до 50 см. Тривалість життя парціального куща може досягати 50 років (Злобин, 1961).

V. myrtillus – мезофіт. Протягом вегетаційного періоду в чорниці осмотичний потенціал знижується від 15,7 атм. до 8,3 атм. Водоутримувальна здатність клітин низька: за три години втрачається 16% загальної кількості води (Климова, 1973). Оптимальна для чорниці ГТК становить 1,2–1,6 (Шутов, 1985). Чутлива до морозів, тому взимку має потребу в захисті снігом.

Чорниця страждає від весняних заморозків. За дослідженнями, проведеними в Польщі, екологічний оптимум чорниці лежить у сосняках з *Molinia caerulea* (Moszińska, 1985) та в сосняках і ялиниках чорницевих (Петров, 1986). Оптимум у сосняках з *Molinia caerulea* для чорниці підтверджується й в умовах ДСНПП. Росте на кислих ґрунтах з рН до 3,6–3,9 (Гельтман, 1959).

Унаслідок дії антропогенних чинників погіршується ріст чорниці, знижується чисельність її особин. У лісах Українського Полісся, де населення збирає лісову підстилку, парціальні кущі чорниці цілком відмирають, тому що її кореневища ростуть саме в товщі підстилки. 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 (Краснов, 1981).

***Vaccinium vitis-idaea* L.** *V. vitis-idaea* L. – багаторічний вічнозелений напівчагарник, популяції якого часто домінують або співдомінують у нижніх ярусах ДСНПП. Це досить добре вивчений вид, щодо

характеристики біології та екології якого є численна література (Авдошенко, 1949; Иванова, 1969; Розанова, 1934 та ін.). Хамефіт. $2n = 24$. Довгокореневищна рослина.

Навесні генеративні бруньки набухають раніше вегетативних. В умовах лісових екосистем брусниця цвіте наприкінці травня – у липні. Її генеративні бруньки закладаються ще восени (Конабеева, 2001). Загальна тривалість цвітіння до 20–30 днів. Тривалість цвітіння однієї квітки 8–11 днів (Шаброва, 1972). Контролюється воно, як правило, температурним режимом (Пааль, 1989). Квіти запилюються комахами, також можливе й самозапилення.

Плід – ягода, що містить у середньому – 6,7 шт. насіння. Середня вага однієї ягоди – від 0,16 до 0,32 г. Розмноження насінням у лісовій зоні відбувається рідко (Петров, 1989). Рясніше плодоношення зафіксовано на краще освітлених ділянках. За роками розмір врожаю ягід може варіювати в одному місці у 5–7 разів.

Листки по краях загорнуті через великі пучки склеренхіми. За умови зменшення освітлення площа листків збільшується. Тривалість індивідуального життя листка 3–4 роки, але в негативних умовах вона знижується до 2 років. За нашими спостереженнями, термін життя листків брусниці є індикатором життєвого стану цієї рослини.

Вегетативне розмноження *V. vitis-idaea* відбувається шляхом формування підземних повзучих укорінених пагонів (Прокопьева, 2000). Кореневища лежать на глибині 10–20 см. На кореневищах утворюються надземні вертикальні пагони, які мають самостійне укорінення. Їх називають парціальними кущами. Корені мають мікоризу, утворену грибами родів *Phoma* і *Rhizoctonia* (Иванова, 1969). До родючості ґрунту брусниця мало вимоглива.

Структура парціальних кущів змінюється при зміні освітлення, хоча їх висота не залежить від освітленості. За високої освітленості кущі мають базальні гілочки. Оптимальною є освітленість 75% (Бендзайтене, 1985).

Мезофіт. Віддає перевагу піщаним, проте не дуже вологим ґрунтам. Витримує посуху, тому що за три години втрачає тільки 21% загальної кількості води (Климова, 1973). Морфоструктурно дуже гнучкий вид (Муратов, 1983). На півночі ареалу листові платівки стають товстішими, клітини мезофіла крупніші (Василевская, 2000). Через невибагливість росте в широкій амплітуді лісових угруповань. Зустрічається на різних ґрунтах із рН від 3,71 до 6,21, оскільки є ацидофільним видом (Ritchie, 1955). Не росте на ґрунтах, де кальцію більше ніж 0,8%. Узимку в разі безсніжної зими може підмерзати.

5.3. Ріст і формоутворення в лісових трав

Процеси росту та формоутворення проаналізовані для групи модельних видів, які є найбільш характерними для лісових екосистем на північному сході України.

***Aegopodium podagraria*.** Ріст і формоутворення *A. podagraria* вивчали в трьох асоціаціях (табл. 5.5). На рис. 5.1–5.4 наведені результати обліку загальної надземної фітомаси рослин, фітомаси і площі листків, висоту особин *A. podagraria*. У період з травня по листопад відбувалося закономірне збільшення всіх параметрів. 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.

За відношенням до чотирьох основних параметрів, що характеризують продукційний процес, у *A. podagraria*, виявилось, що вони до кінця вегетаційного періоду мають максимальне значення в асоціації II. В асоціації III рослини *A. podagraria* були нижчими приблизно на 20 см, тобто на 40–50%, ніж в асоціації II. За розмірами загальної надземної фітомаси і площі листків рослини в асоціації III мало відрізнялися від асоціацій II і I.

Абсолютна швидкість росту (AGR), відносна швидкість росту (RGR), абсолютна швидкість формування поверхні листків (AGRA) і нетто-асиміляція (NAR) наведені в табл. 5.5. Вони в різних типах лісу близькі. Абсолютна швидкість зростання, RGR і NAR були вищими в асоціації II, що відповідає більш високим статистичним морфометричним параметрам *A. podagraria* в цій асоціації. Це свідчить, що умови асоціації *Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum* найбільшою мірою відповідають екологоценотичному оптимуму цього виду. Фітомаса окремих парціальних кущів *A. podagraria* в місцях її домінування в лісових фітоценозах становить 50–100 г.

Таблиця 5.5. Показники росту і продукційного процесу розвитку *A. podagraria* протягом вегетаційного періоду у вивчених асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціації	AGR г/день	RGR г/г/день	AGRA см ²	NAR г/см ²
I	0,027±0,01	0,020±0,008	0,39±0,23	0,001±0,0003
II	0,070±0,03	0,028±0,006	0,51±0,14	0,003±0,0006
III	0,039±0,01	0,023±0,011	0,40±0,17	0,001±0,0003

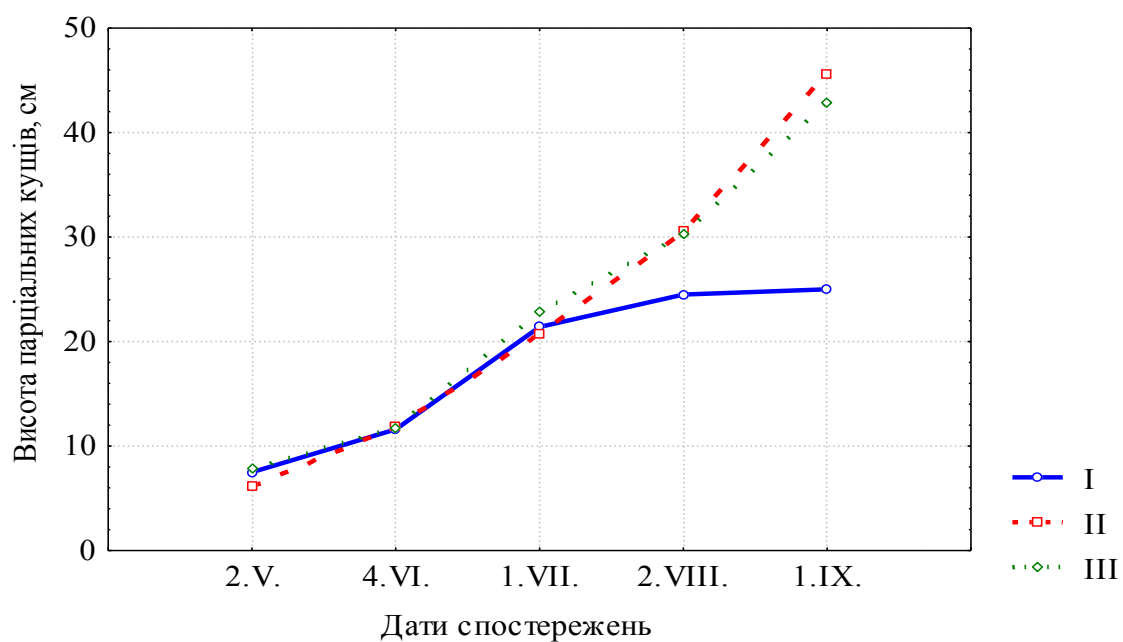


Рис. 5.1. Динаміка росту рослин *A. podagraria* у вивчених асоціаціях: I – *Quercetum coryloso-aegopodiosum*; II – *Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum*; III – *Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum*

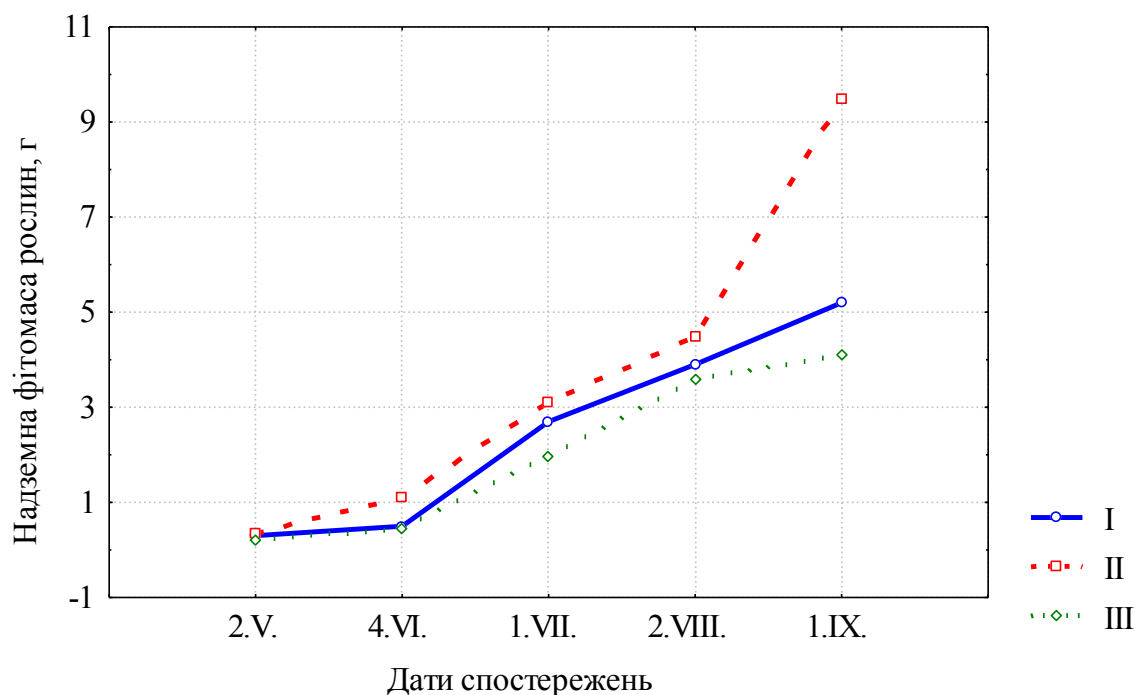


Рис. 5.2. Динаміка накопичення надземної фітомаси рослин *A. podagraria* у вивчених асоціаціях: I – *Querceto coryloso-aegopodiosum*; II – *Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum*; III – *Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum*

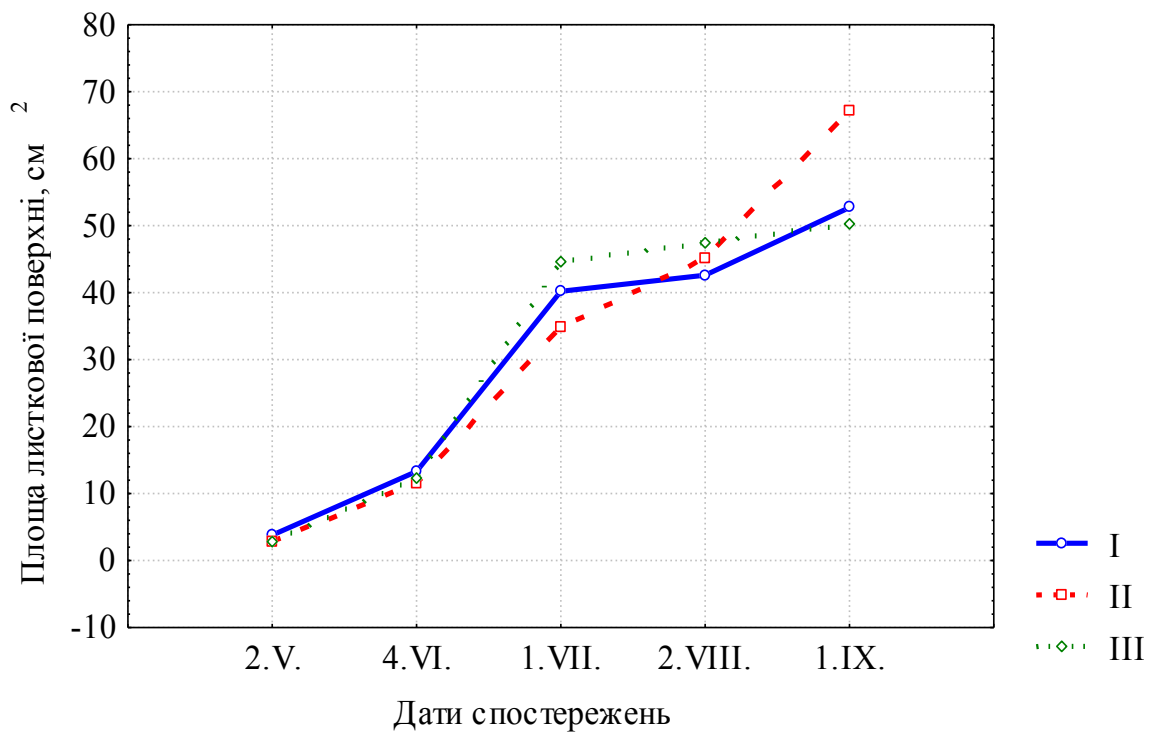


Рис. 5.3. Динаміка формування площі листкової поверхні рослин *A. podagraria* у вивчених асоціаціях: I – *Quercetum coryloso-aegopodiosum*; II – *Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum*; III – *Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum*

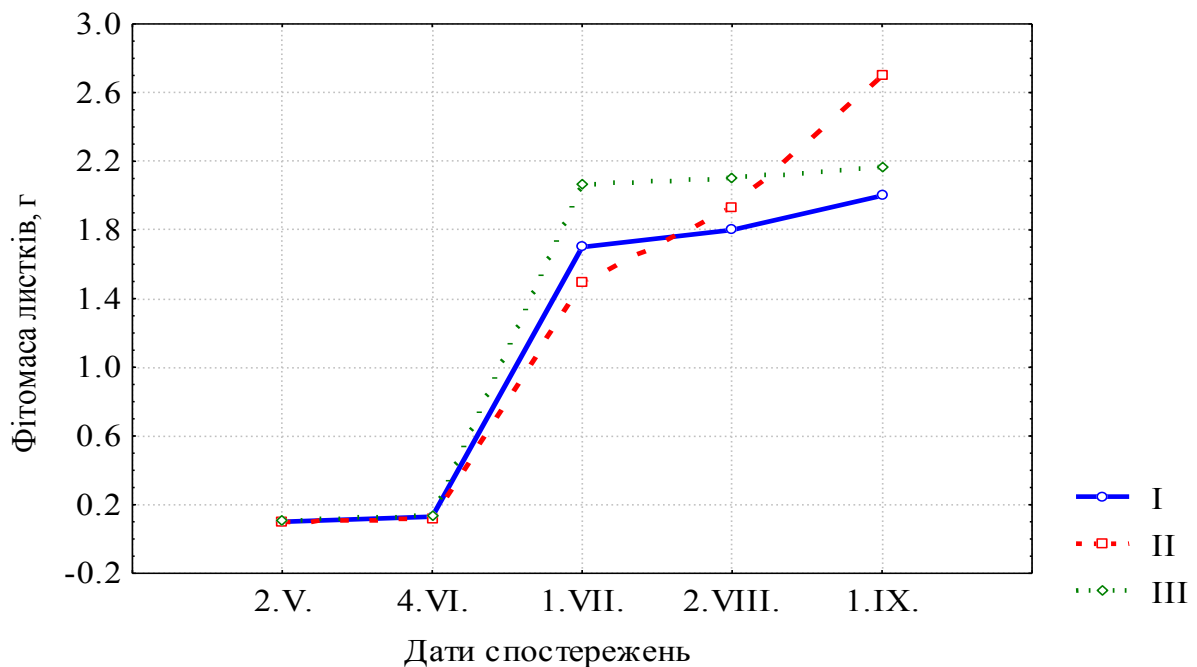


Рис. 5.4. Динаміка накопичення фітомаси листків рослин *A. podagraria* у вивчених асоціаціях: I – *Quercetum coryloso-aegopodiosum*; II – *Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum*; III – *Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum*

***Asarum europaeum*.** Ріст і формоутворення *A. europaeum* вивчали в трьох асоціаціях (табл. 5.6). На рис. 5.5–5.8 подані результати обліку розміру загальної надземної фітомаси рослин, фітомаси і площі листків, висоти раметів *A. europaeum*. У період з травня по листопад у раметів відбувалося закономірне збільшення всіх параметрів, які враховувалися. Однак на початку липня в досліджуваних асоціаціях (а в асоціації III – у червні) було зафіксовано зменшення загальної надземної фітомаси, фітомаси і площі листків особин *A. europaeum*. Це було обумовлене відмиранням минулорічних листків, які в умовах лісових екосистем зберігаються живими до кінця червня-липня. Найбільш імовірною причиною більш раннього відмирання минулорічних листків в асоціації III є вища освітленість трав'яно-чагарничкового ярусу порівняно з іншими асоціаціями, у яких затіненню сприяє густий підлісок *Corylus avellana* L. Зазвичай найбільші прирости довжини пагонів характерні для генеративних рослин (Тетерюк, 2000). В асоціації III морфопараметри особин *A. europaeum*, які враховувалися, були нижчими, ніж в асоціаціях I і II.

Середні темпи росту *A. europaeum* добре розкриваються в таких показниках, як AGR, AGRA, RGR, NAR (табл. 5.6). Як раніше зазначалося Є.С. Закамською та Л.А. Жуковою (2000), з віком у парціальних кущів копитняка варіабельність основних ознак морфометрії рослин зменшувалася. Таку збалансованість морфогенезу протягом онтогенезу рослин зафіксовано і нами.

Таблиця 5.6. Показники росту і продукційного процесу розвитку *A. europaeum* протягом вегетаційного періоду у вивчених асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціація	AGR г/день	RGR г/г/день	AGRA см ²	NAR г/см ²
I	0,0095+0,004	0,73+0,31	0,004+0,002	0,000074+0,000028
II	0,0098+0,0055	0,47+0,26	0,005+0,003	0,00019+0,00013
III	0,0064+0,004	0,37+0,13	0,0044+0,003	0,00018+0,00015

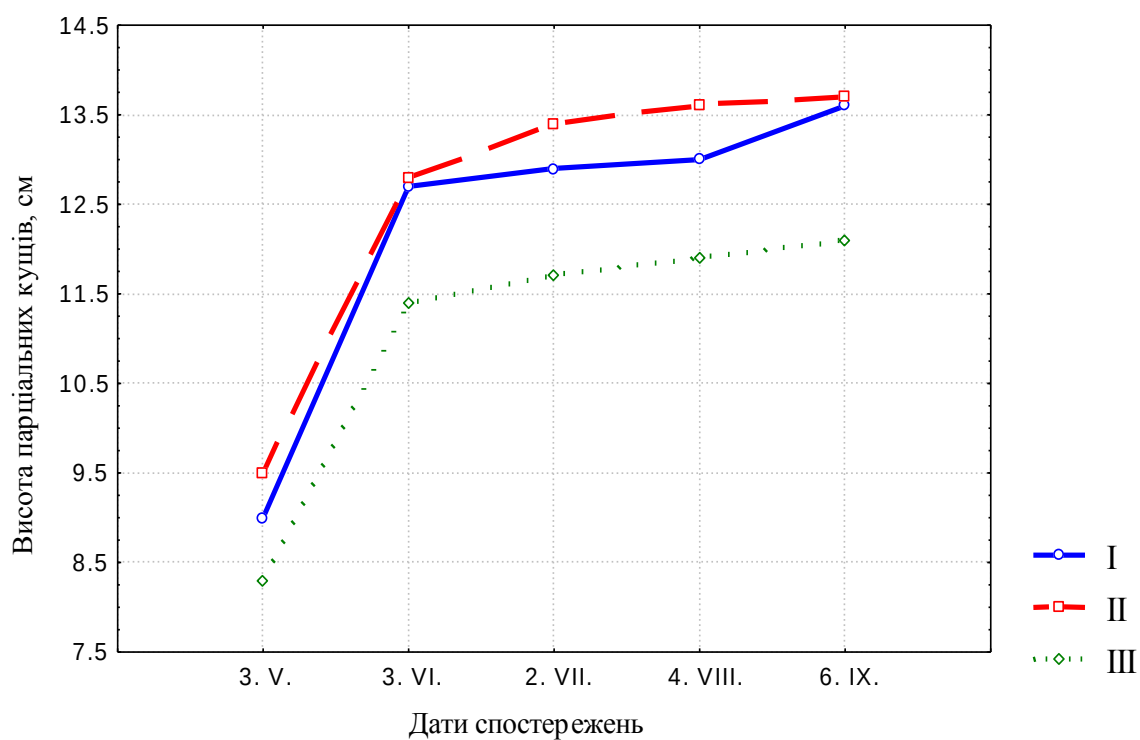


Рис. 5.5. Динаміка росту рослин *A. europaeum* у вивчених асоціаціях: I – *Quercetum coryloso-asarosum*; II – *Pinetum coryloso-asarosum*; III – *Querceto-Pinetum asarosum*

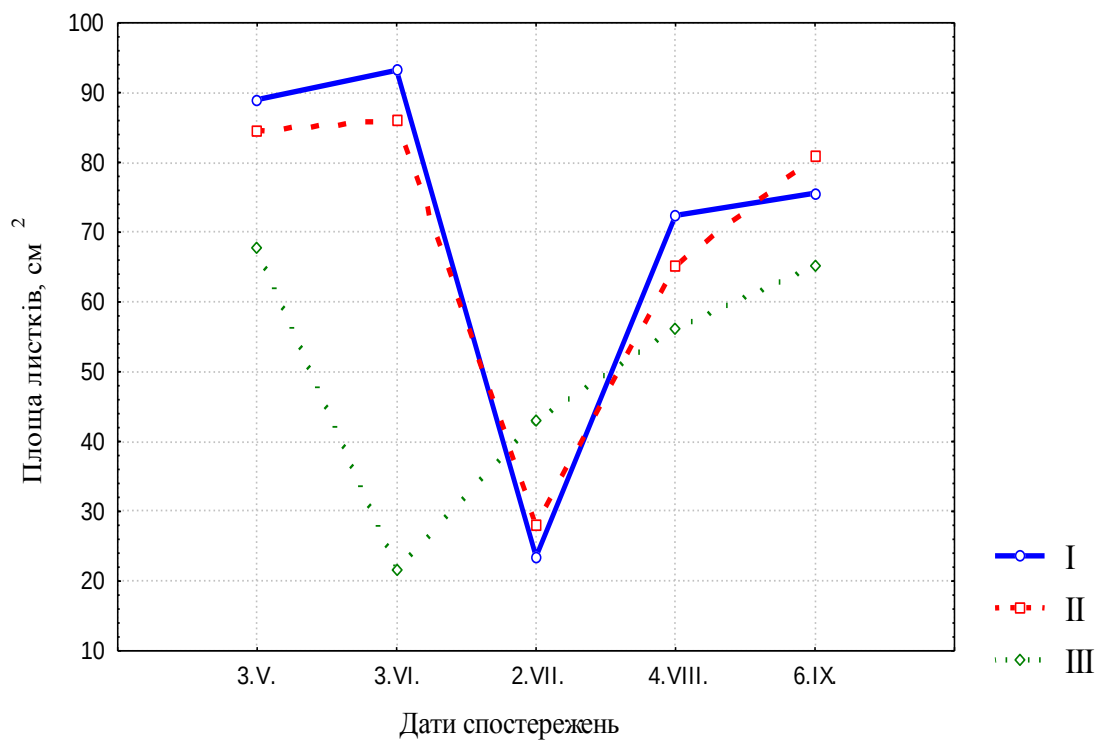


Рис. 5.6. Динаміка формування площі листків рослин *A. europaeum* у вивчених асоціаціях: I – *Quercetum coryloso-asarosum*; II – *Pinetum coryloso-asarosum*; III – *Querceto-Pinetum asarosum*

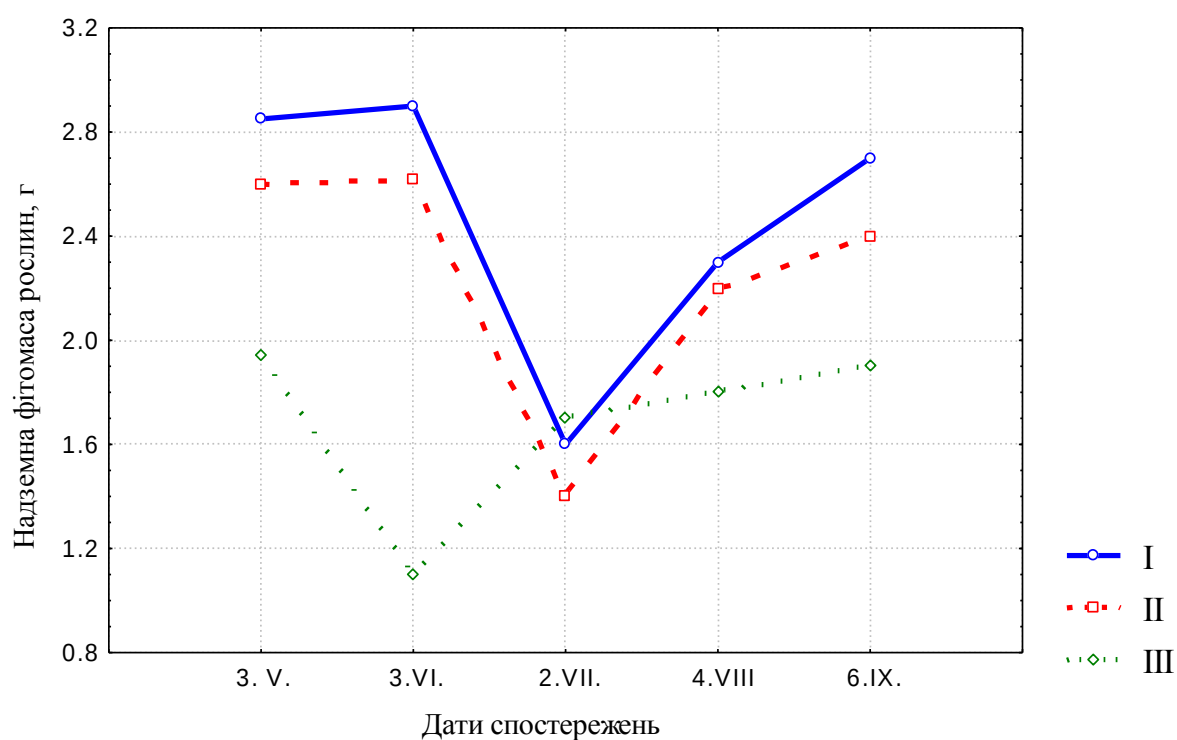


Рис. 5.7. Динаміка накопичення надземної фітомаси рослин *A. europaeum* у вивчених асоціаціях: I – *Quercetum coryloso-asarosum*; II – *Pinetum coryloso-asarosum*; III – *Querceto-Pinetum asarosum*

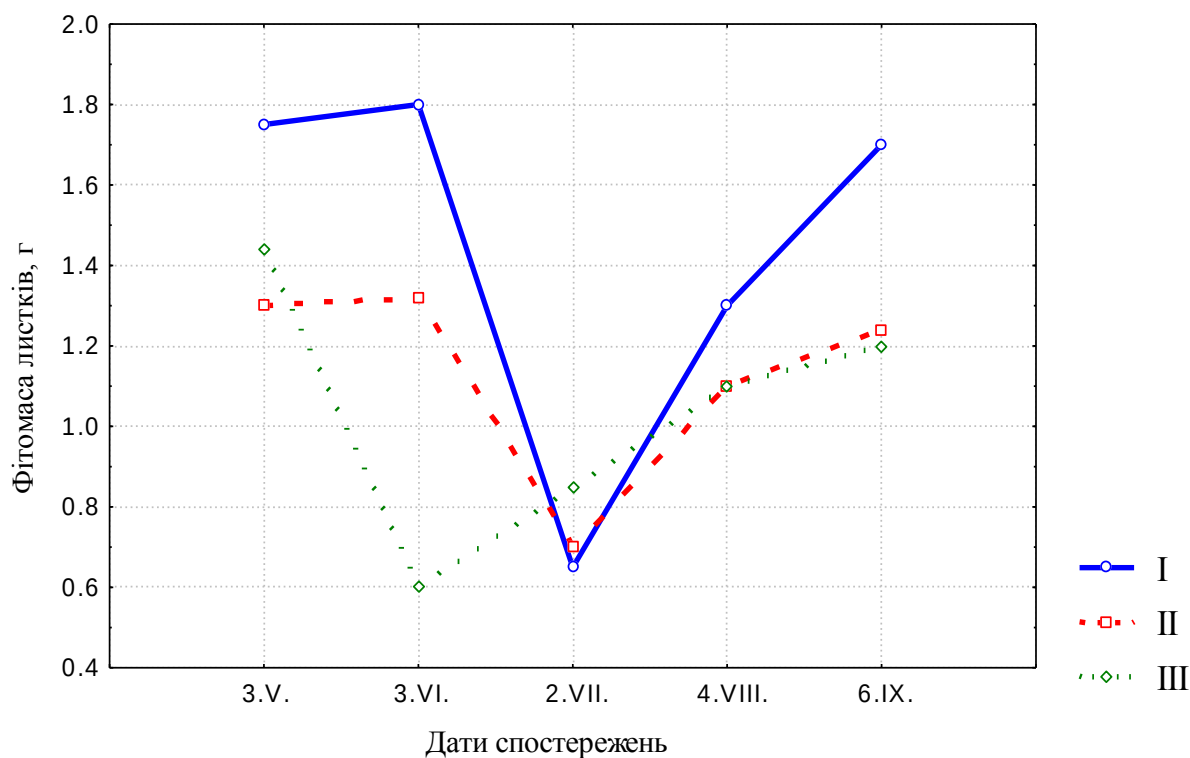


Рис. 5.8. Динаміка накопичення фітомаси листків рослин *A. europaeum* у вивчених асоціаціях: I – *Quercetum coryloso-asarosum*; II – *Pinetum coryloso-asarosum*; III – *Querceto-Pinetum asarosum*

Середні темпи росту *A. europaeum* у різних асоціаціях були подібними. Однак абсолютна швидкість росту (AGR) і абсолютна швидкість формування поверхні листків (AGRA) були вищими в асоціації I, що відповідає більш високим статистичним параметрам копитняка в цій асоціації. Інші морфопараметри практично не відрізнялися в досліджуваних асоціаціях, тільки показник нетто-асиміляції дещо вищим був в асоціації I.

Отримані результати свідчать про те, що в асоціації *Quercetum coryloso-asarosum* складаються найбільш оптимальні умови для росту і розвитку *A. europaeum* в умовах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» і прилеглих лісових територій.

***Carex pilosa*.** Ріст і формоутворення *C. pilosa* вивчали в трьох асоціаціях (табл. 5.7). На рис. 5.9–5.12 наведені результати обліку розміру загальної надземної фітомаси рослин, фітомасу і площі листків, висоти раметів. У період з травня по липень в усіх асоціаціях у раметів *C. pilosa* відбувалося закономірне збільшення величини морфопараметрів, які враховувалися. В асоціації I на початку червня було зафіксовано відмирання торішніх листків. Дещо пізніше засохли торішні листки і в асоціаціях II і III. Більш раннє відмирання листків в асоціації I було обумовлене зростанням *C. pilosa* у лісі з вищою освітленістю, а деревні породи асоціацій II і III сильніше затіняють нижні яруси.

Набагато вищими показники темпів росту були в асоціації II, що відповідає більш високим статистичним морфометричним параметрам. Найменшими показники росту і розвитку були в асоціації III. В асоціації II найбільшою мірою складаються оптимальні умови для розвитку *C. pilosa* в лісових екосистемах регіону (табл. 5.7).

Таблиця 5.7. Показники росту і продукційного процесу *C. pilosa* протягом вегетаційного періоду у вивчених асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціації	AGR г/день	RGR г/г/день	NAR г/см ²	AGRA см ²
I	0,002±0,03	0,018±0,07	0,00004±0,0003	0,67±0,19
II	0,0015±0,17	0,025±0,009	0,0001±0,00014	1,41±0,40
III	0,00075±0,03	0,017±0,01	0,00004±0,0003	0,45±0,11

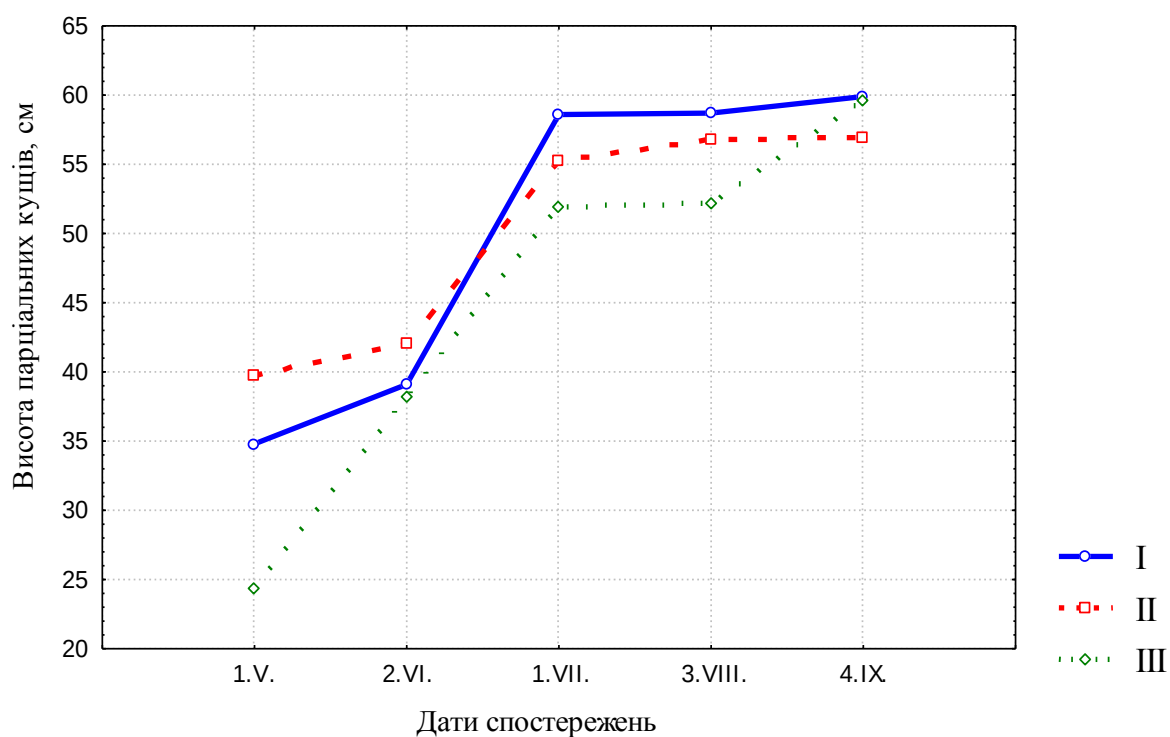


Рис. 5.9. Динаміка росту рослин *C. pilosa* у вивчених асоціаціях: I – *Querceto-Pinetum caricosum (pilosae)*; II – *Quercetum coryloso-caricosum (pilosae)*; III – *Betuleto-Quercetum coryloso-caricosum (pilosae)*

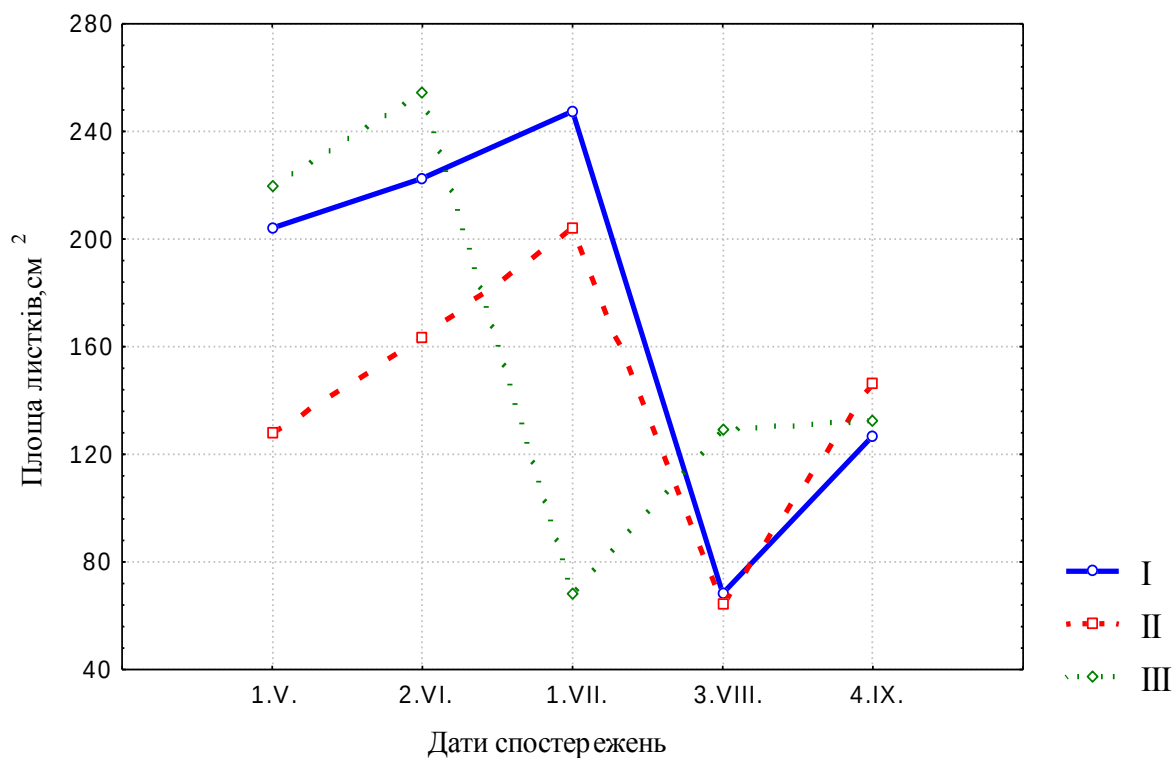


Рис. 5.10. Динаміка формування площі листків рослин *C. pilosa* у вивчених асоціаціях: I – *Querceto-Pinetum caricosum (pilosae)*; II – *Quercetum coryloso-caricosum (pilosae)*; III – *Betuleto-Quercetum coryloso-caricosum (pilosae)*

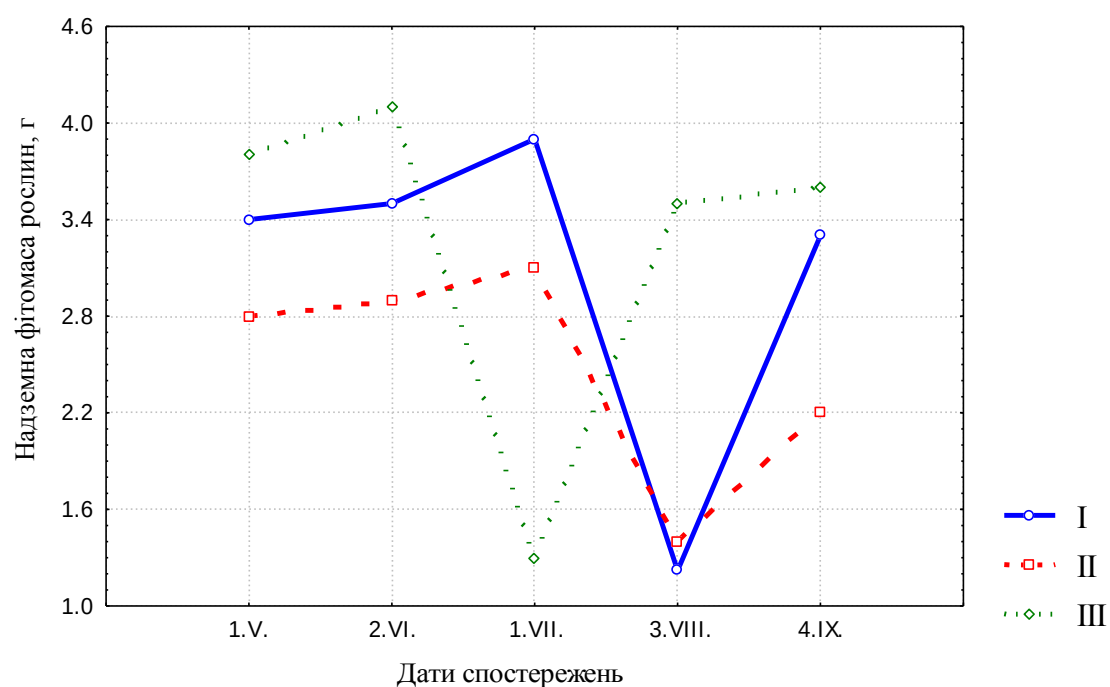


Рис. 5.11. Динаміка накопичення надземної фітомаси рослин *C. pilosa* у вивчених асоціаціях: I – *Querceto-Pinetum caricosum (pilosae)*; II – *Quercetum coryloso-caricosum (pilosae)*; III – *Betuleto-Quercetum coryloso-caricosum (pilosae)*

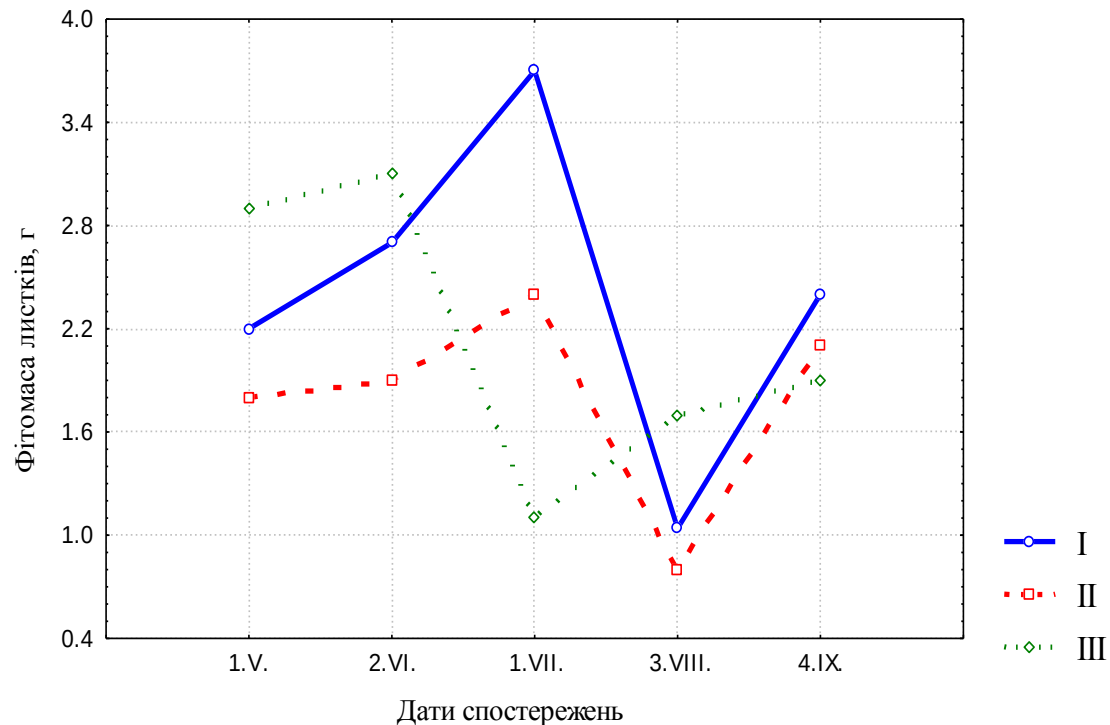


Рис. 5.12. Динаміка накопичення фітомаси листків рослин *C. pilosa* у вивчених асоціаціях: I – *Querceto-Pinetum caricosum (pilosae)*; II – *Quercetum coryloso-caricosum (pilosae)*; III – *Betuleto-Quercetum coryloso-caricosum (pilosae)*

***Calluna vulgaris* (L.) Hull.** Ріст і формоутворення *C. vulgaris* вивчали в трьох асоціаціях (табл. 5.8). Результати дослідження росту парціальних кущів подані на рис. 5.13–5.14. У період з кінця квітня до початку травня до жовтня в усіх асоціаціях відбувалося закономірне збільшення величини врахованих морфопараметрів, але різними темпами.

Найбільшими показники зростання і формоутворення рослин *C. vulgaris* були в асоціації III. Дещо нижчими в асоціаціях I і II, які відрізняються меншою освітленістю трав'яно-чагарничкового ярусу.

Таблиця 5.9. Показники росту і продукційного процесу *C. vulgaris* протягом вегетаційного періоду у вивчених асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціації	AGR г/день	RGR г/г/день
I	0,008±0,001	0,004±0,0004
II	0,007±0,001	0,0042±0,0008
III	0,012±0,002	0,0035±0,0003

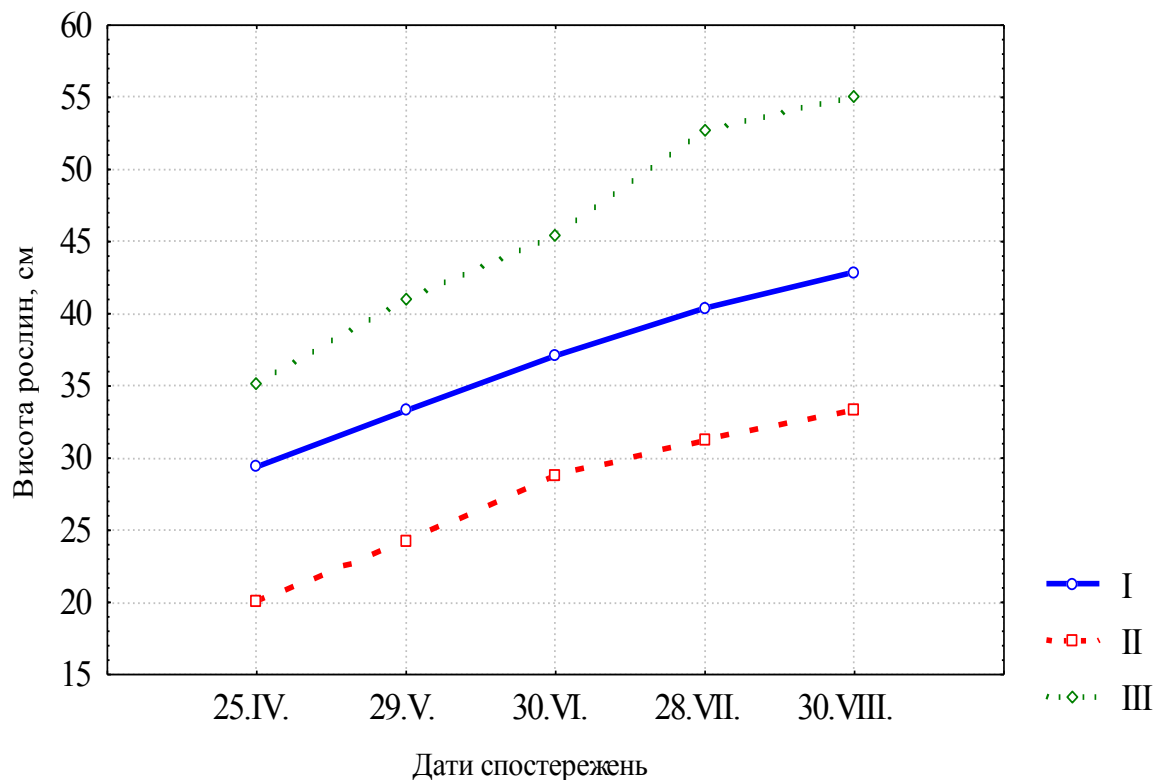


Рис. 5.13. Динаміка росту рослин *C. vulgaris* у вивчених асоціаціях: I – *Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum*; II – *Pinetum callunoso-hylocomiosum*; III – *Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum*

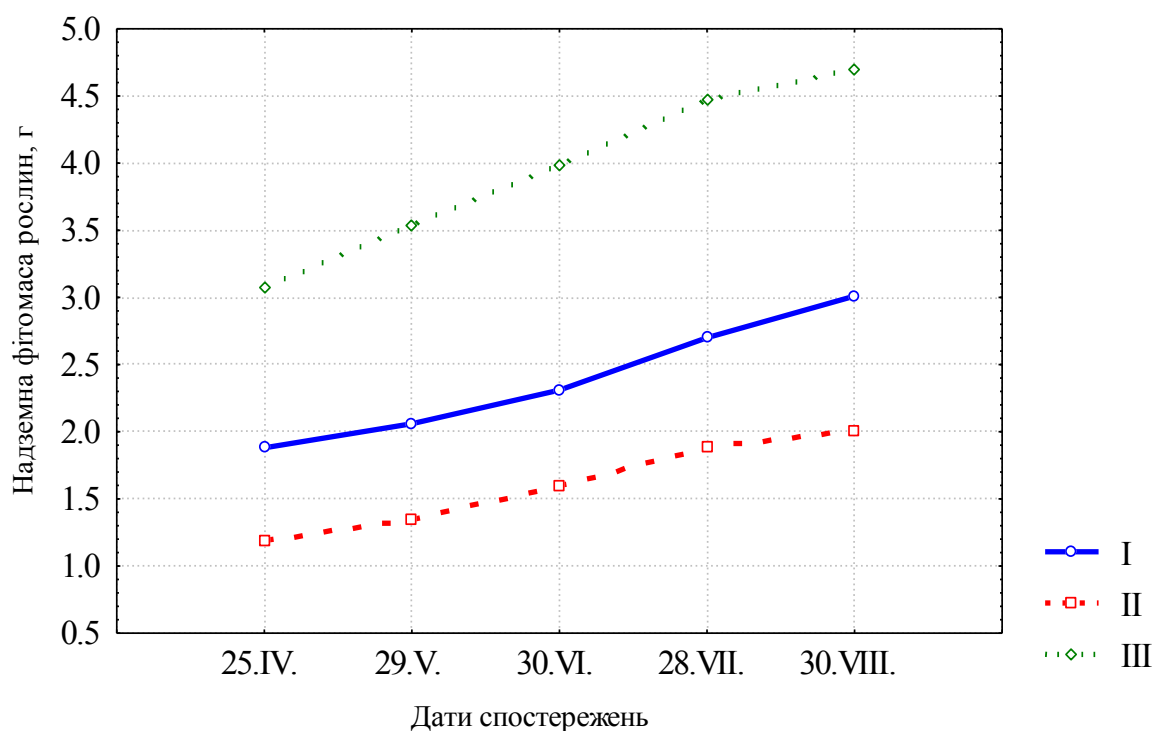


Рис. 5.14. Динаміка накопичення надземної фітомаси рослин *C. vulgaris* у вивчених асоціаціях: I – *Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum*; II – *Pinetum callunoso-hylocomiosum*; III – *Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum*

Абсолютна швидкість росту (AGR) у вересі була вищою в асоціації *Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum*, але RGR тут дещо поступається асоціації II, що, можливо, пов'язане з віком клонів вересу. У більш вологих сосняках з березою і чорницею, показники продукційного процесу в *C. vulgaris* були найнижчими (табл. 5.8).

Оптимальні умови для росту і формоутворення *C. vulgaris* в умовах лісових екосистем північного сходу України найбільшою мірою складаються в умовах *Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum*.

***Molinia caerulea*.** Ріст і формоутворення *M. caerulea* вивчали в трьох асоціаціях (табл. 5.9). Результати дослідження росту парціальних кущів наведені на рис. 5.15–5.18. Найвищі показники росту і формоутворення рослин *M. caerulea* були зафіксовані в асоціації III. Трохи нижчими були значення морфопараметрів в асоціації I, а найменшими – в асоціації II, яка характеризується меншою освітленістю трав'яно-чагарничкового ярусу. Ці розходження тісно пов'язані з темпами росту молінії, які добре розкриваються такими показниками, як AGR, AGRA, RGR, NAR (табл. 5.9).

Середні темпи росту *M. caerulea* у різних типах лісу були приблизно подібними. Найбільша абсолютна швидкість накопичення фітомаси й абсолютна швидкість формування поверхні листків порівняно була в

асоціації III, хоча інші морфопараметри в цій асоціації практично не відрізнялися і були навіть дещо нижчими, ніж в асоціаціях I і II. Оптимальні умови для росту і формоутворення *M. caerulea* в умовах лісових екосистем найбільшою мірою складаються в ас. Betuleto-Pinetum moliniosum.

Таблиця 5.9. Показники росту і продукційного процесу *M. caerulea* протягом вегетаційного періоду у вивчених асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціації	AGR г/день	AGRA см ²	RGR г/г/день	NAR г/см ²
I	0,040±0,007	0,69±0,104	0,013±0,004	0,0005±0,00007
II	0,044±0,014	0,75±0,18	0,016±0,005	0,0007±0,0002
III	0,203±0,17	0,85±0,17	0,015±0,005	0,0006±0,0001

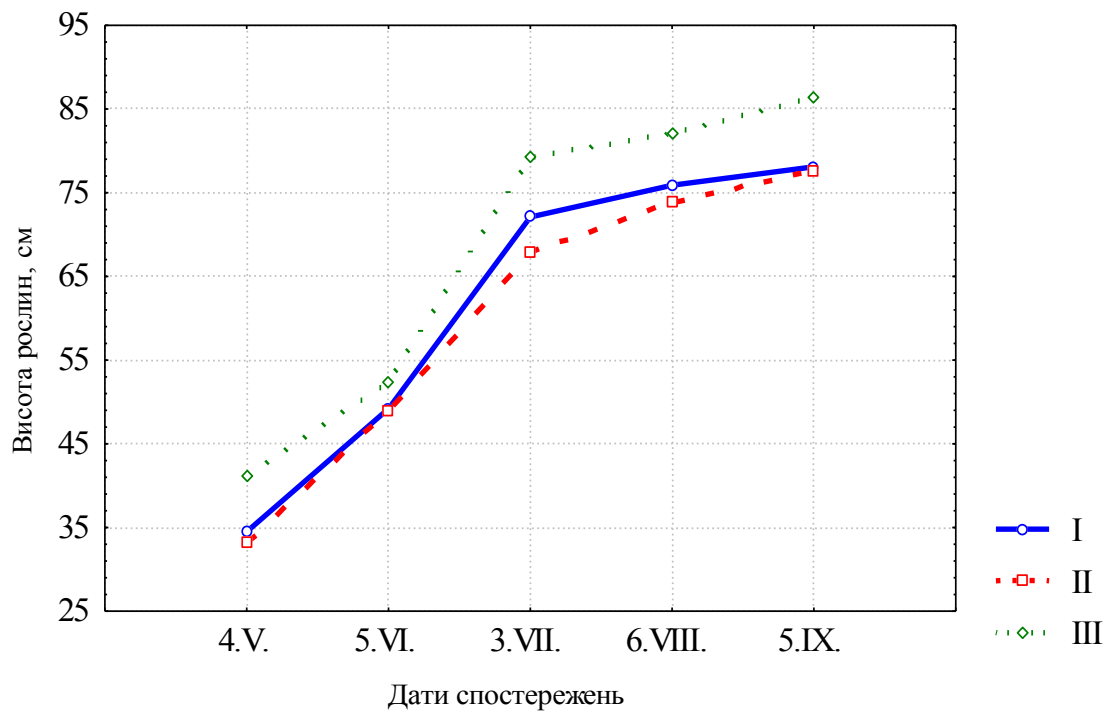


Рис. 5.15. Динаміка росту рослин *M. caerulea* у вивчених асоціаціях: I – Pinetum myrtilloso-moliniosum; II – Querceto-Pinetum franguloso-molinioso-hylocomiosum; III – Betuleto-Pinetum moliniosum

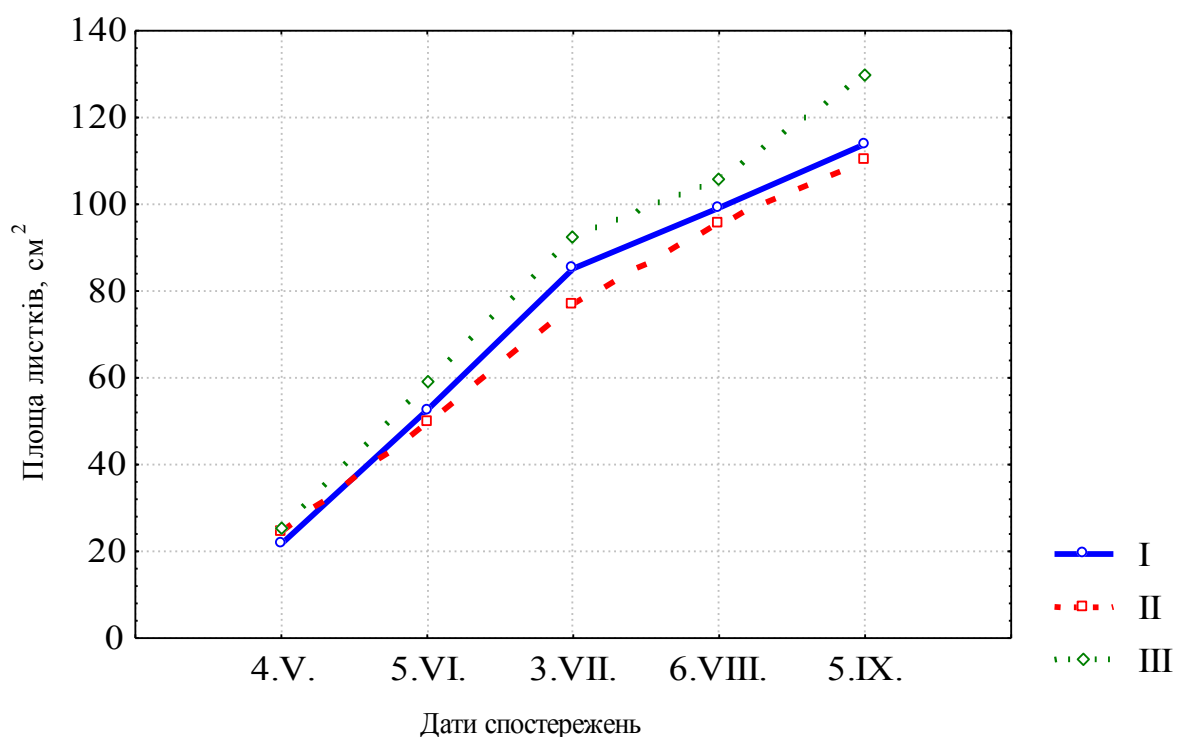


Рис. 5.16. Динаміка формування площі листків рослин *M. caerulea* у вивчених асоціаціях: I – *Pinetum myrtilloso-moliniosum*; II – *Querceto-Pinetum franguloso-molinioso-hylocomiosum*; III – *Betuleto-Pinetum moliniosum*

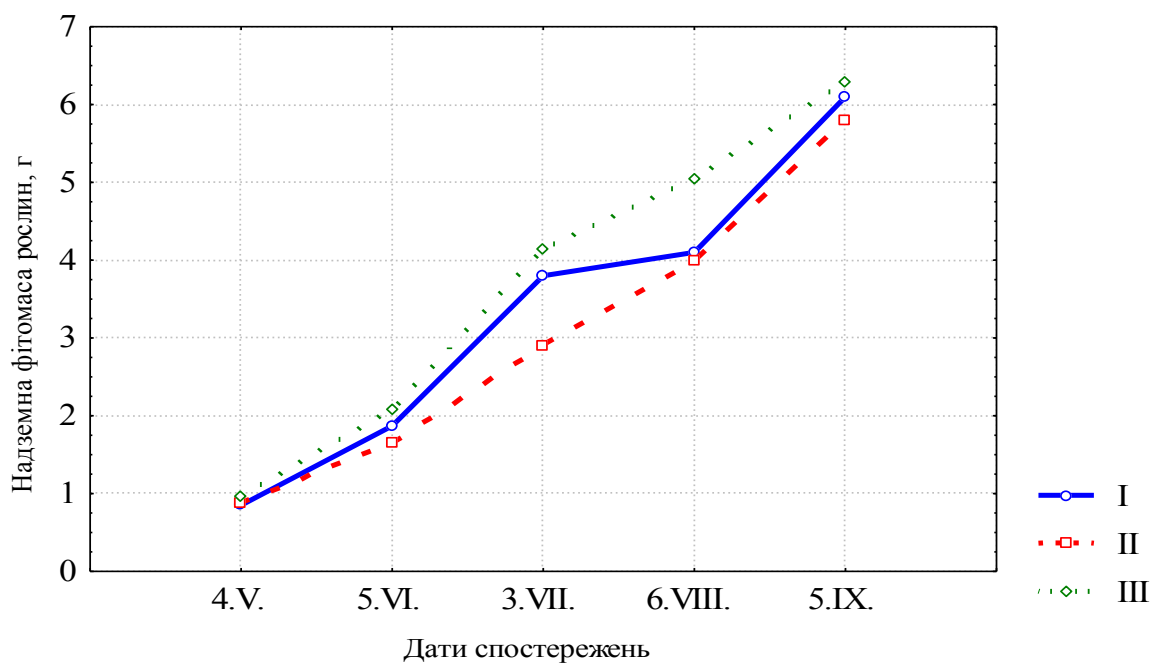


Рис. 5.17. Динаміка накопичення надземної фітомаси рослин *M. caerulea* у вивчених асоціаціях: I – *Pinetum myrtilloso-moliniosum*; II – *Querceto-Pinetum franguloso-molinioso-hylocomiosum*; III – *Betuleto-Pinetum moliniosum*

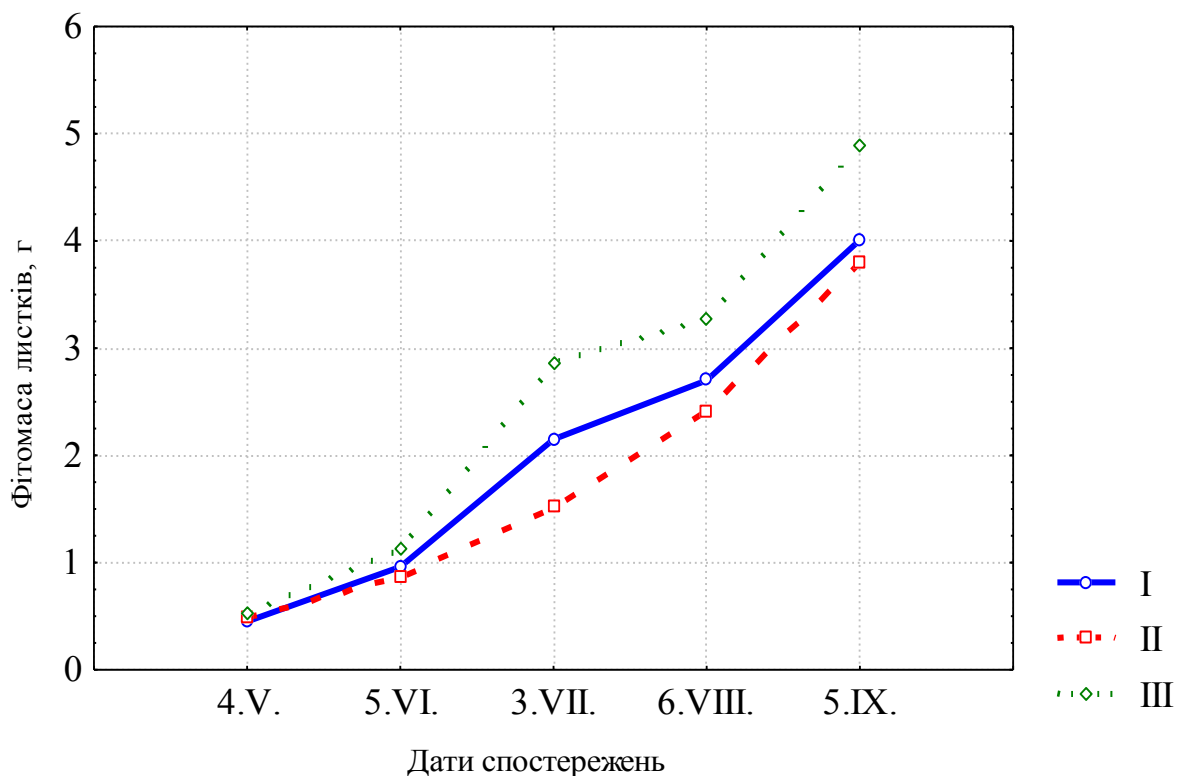


Рис. 5.18. Динаміка накопичення фітомаси листків рослин *M. caerulea* у вивчених асоціаціях: I – *Pinetum myrtilloso-moliniosum*; II – *Querceto-Pinetum franguloso-molinioso-hylocomiosum*; III – *Betuleto-Pinetum moliniosum*

***Stellaria holostea*.** Ріст і формоутворення *S. holostea* вивчали в трьох асоціаціях (табл. 5.10). На рис. 5.19–5.23 наведені результати вивчення росту і формоутворення *S. holostea*.

Після періоду активного весняного росту, протягом липня і на початку серпня засвідчувалося сповільнення процесів росту і розвитку *S. holostea* в умовах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський». У другій половині серпня знову було зафіксовано активне збільшення активності ростових процесів. 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 асоціації III, хоча інші морфопараметри практично не відрізнялися. Наведені результати свідчать, що в умовах асоціації I найбільшою мірою складаються оптимальні умови для росту і розвитку *S. holostea* в умовах лісових екосистем.

Таблиця 5.10. Показники росту і продукційного процесу *S. holostea* протягом вегетаційного періоду у вивчених асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціації	AGR г/день	AGRA см ²	RGR г/г/день	NAR г/см ²
I	0,007±0,001	0,11±0,06	0,006±0,001	0,0005±0,002
II	0,004±0,002	0,12±0,05	0,004±0,002	0,0003±0,0002
III	0,005±0,001	0,084±0,04	0,006±0,002	0,0004±0,0001

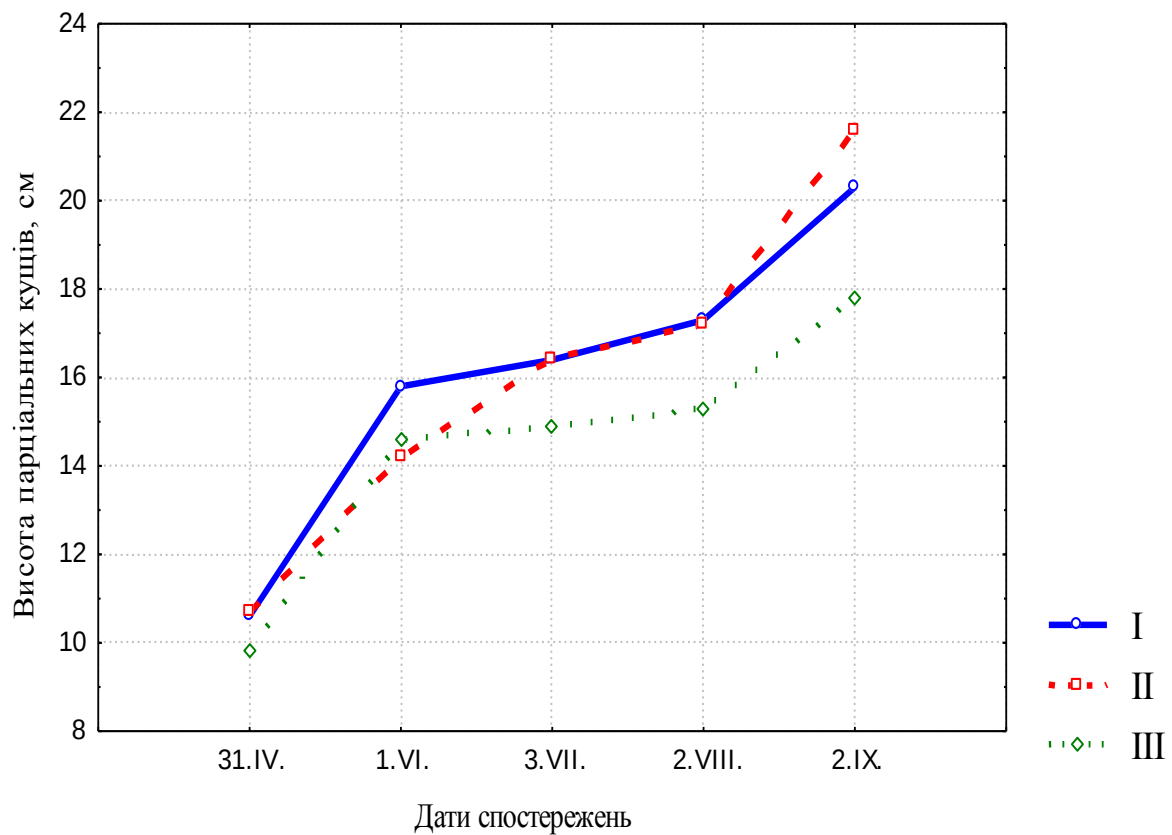


Рис. 5.19. Динаміка росту рослин *S. holostea* у вивчених асоціаціях: I – Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum; II – Quercetum coryloso-caricoso (pilosae)-stellariosum; III – Querceto-Pinetum stellariosum

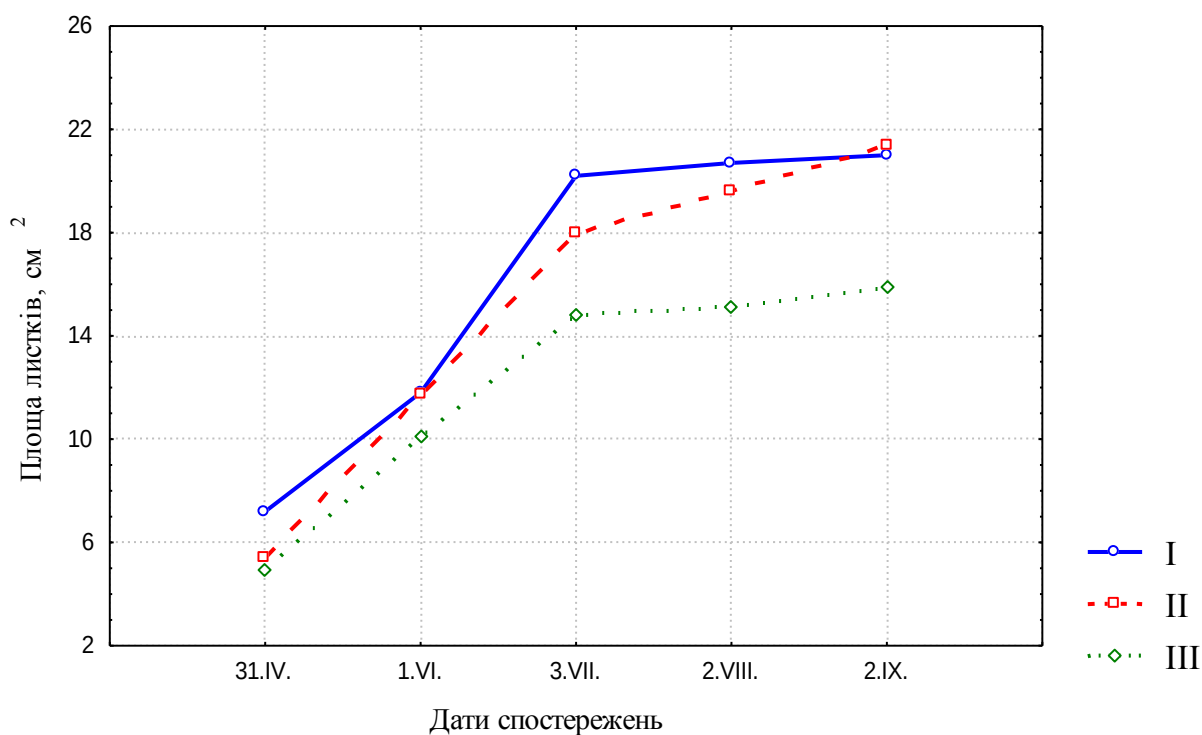


Рис. 5.20. Динаміка формування площі листків рослин *S. holostea* у вивчених асоціаціях: I – *Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum*; II – *Quercetum coryloso-caricoso (pilosae)-stellariosum*; III – *Querceto-Pinetum stellariosum*

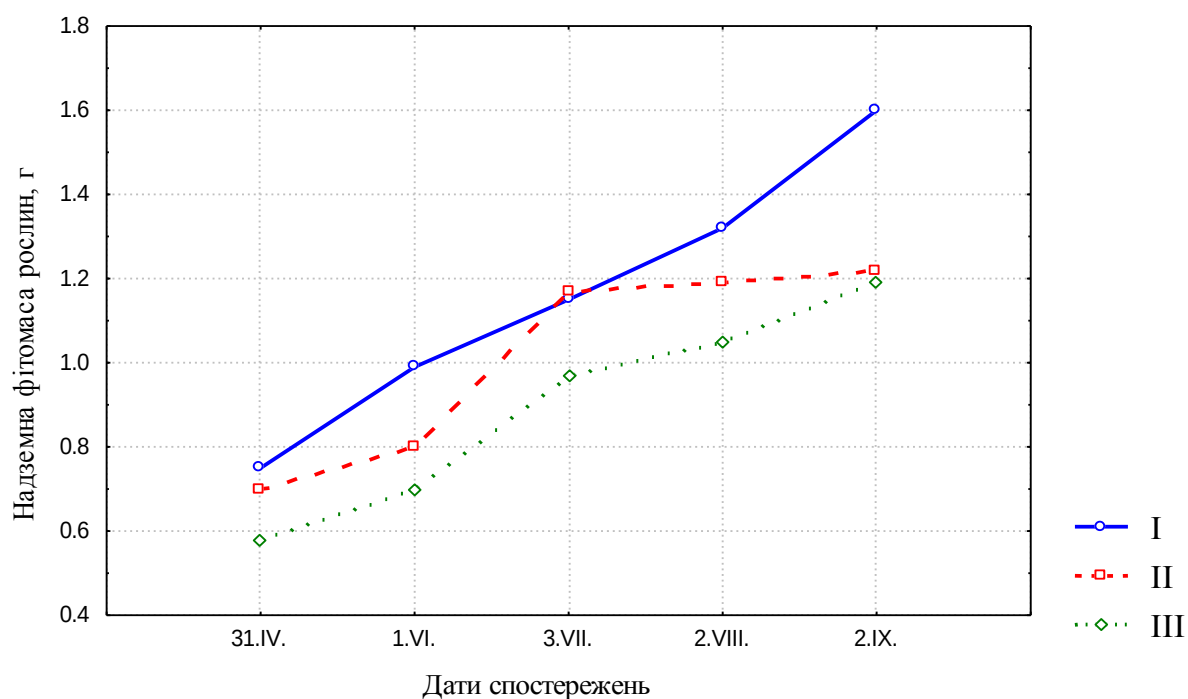


Рис. 5.21. Динаміка накопичення надземної фітомаси рослин *S. holostea* у вивчених асоціаціях: I – *Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum*; II – *Quercetum coryloso-caricoso (pilosae)-stellariosum*; III – *Querceto-Pinetum stellariosum*.

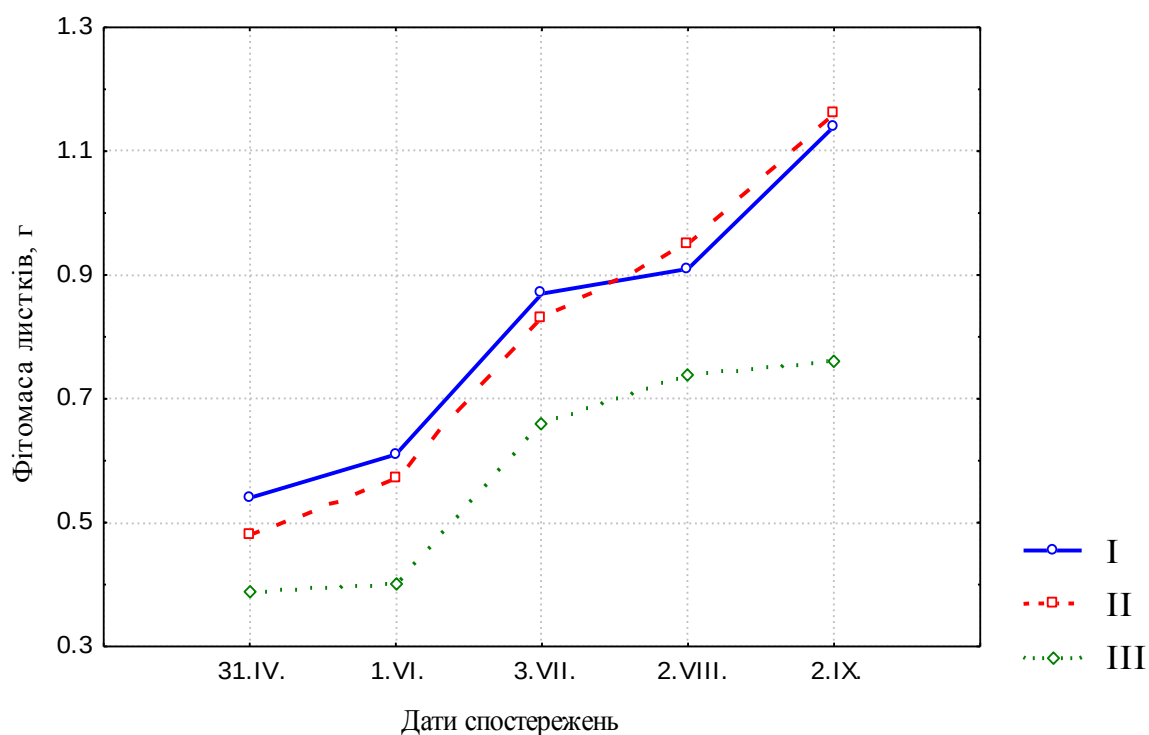


Рис. 5.22. Динаміка накопичення фітомаси листків рослин *S. holostea* у вивчених асоціаціях: I – Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum; II – Quercetum coryloso-caricoso (pilosae)-stellariosum; III – Querceto-Pinetum stellariosum

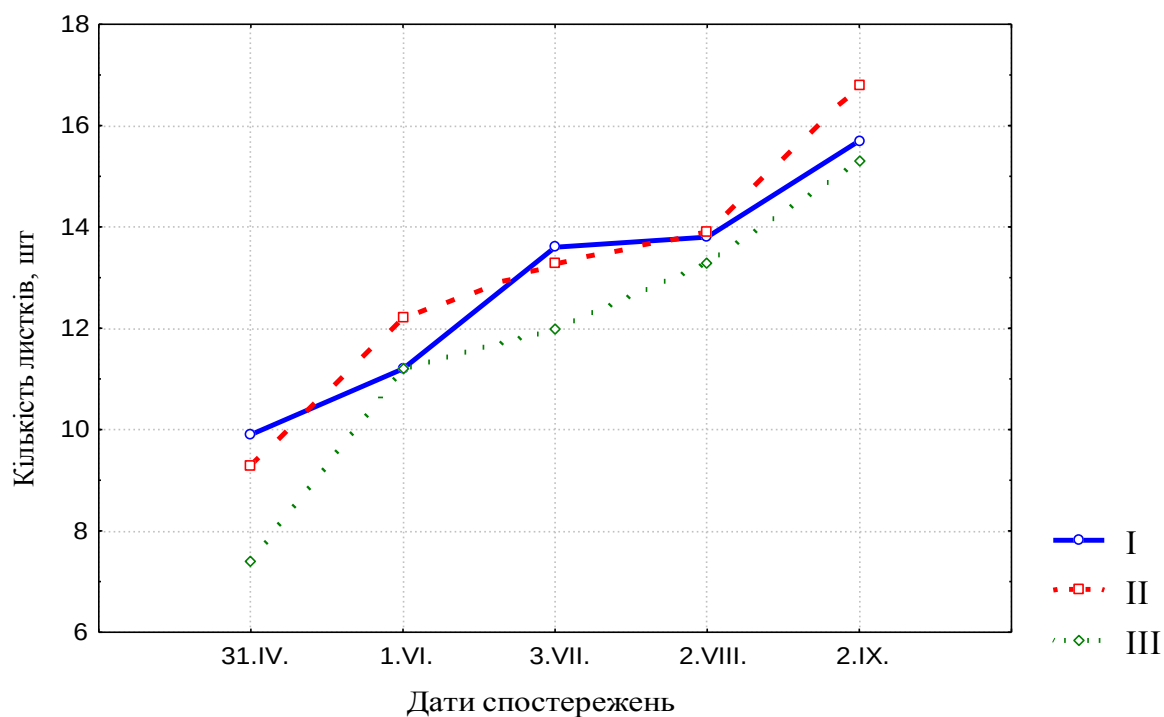


Рис. 5.23. Динаміка формування листя в рослин *S. holostea* у вивчених асоціаціях: I – Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum; II – Quercetum coryloso-caricoso (pilosae)-stellariosum; III – Querceto-Pinetum stellariosum

***Vaccinium myrtillus*.** Ріст і формоутворення *V. myrtillus* вивчали в п'яти асоціаціях природного парку (табл. 5.11).

У період із травня по серпень в усіх фітоценозах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» відбувалося закономірне збільшення всіх величин морфопараметрів, але з різними темпами (рис. 5.24–5.27). Найбільшими показники росту і формоутворення рослин *V. myrtillus* були в асоціаціях II і IV, дещо нижчими – в асоціаціях III і V, і найменшими – в асоціації I, яка характеризується меншою освітленістю трав'яно-чагарничкового ярусу.

В усіх асоціаціях 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 (табл. 5.11). Оптимальні умови для росту і формоутворення *V. myrtillus* в Національному природному парку «Деснянсько-Старогутський» найбільшою мірою складаються в ас. *Pinetum molinioso-myrtillosum*.

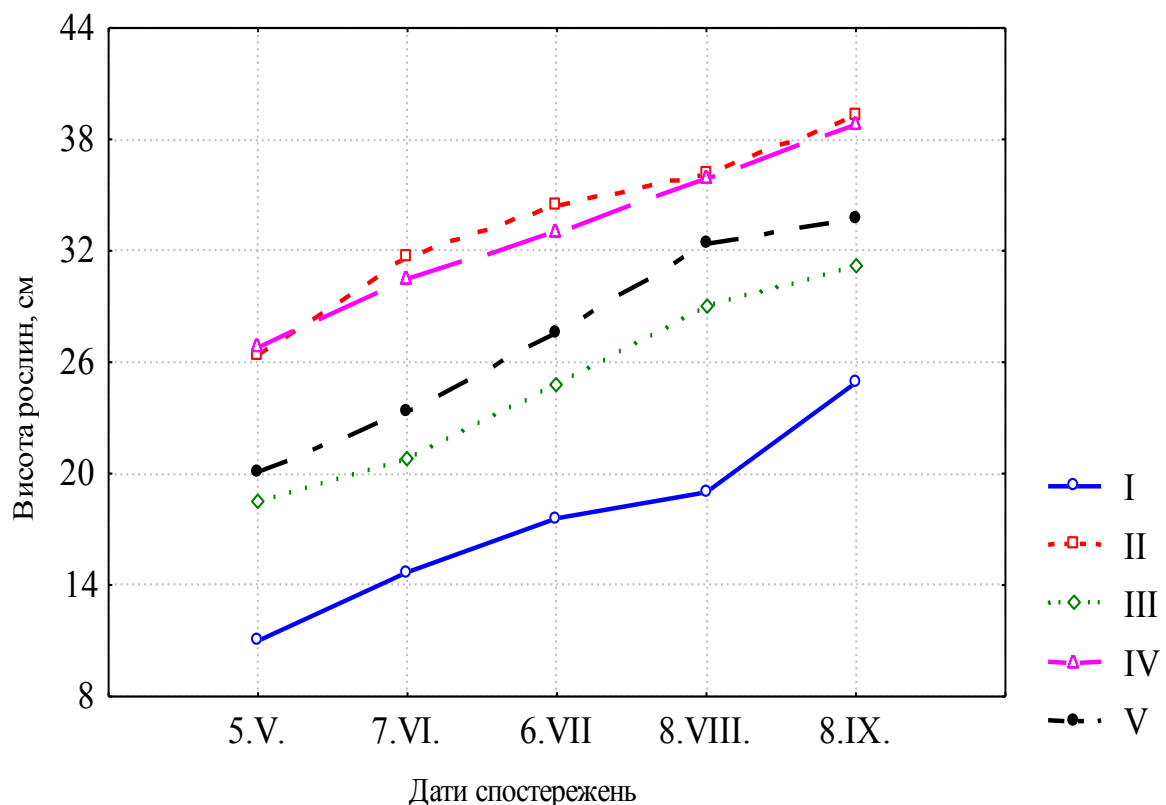


Рис. 5.24. Динаміка росту рослин *V. myrtillus* у вивчених асоціаціях: I – *Pinetum myrtilloso-hylocomiosum*; II – *Pinetum molinioso-myrtillosum*; III – *Querceto-Pinetum myrtillosum*; IV – *Betuletum molinioso-myrtillosum*; V – *Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum*

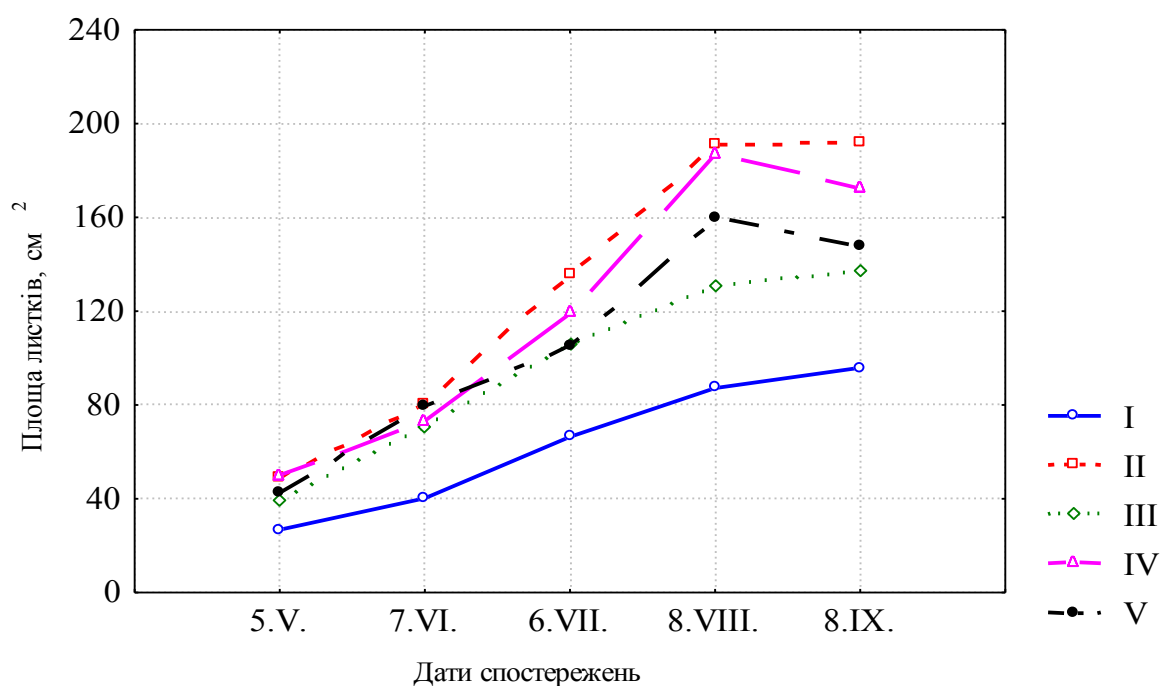


Рис. 5.25. Динаміка формування площі листків рослин *V. myrtillus* у вивчених асоціаціях: I – *Pinetum myrtilloso-hylocomiosum*; II – *Pinetum molinioso-myrtillosum*; III – *Querceto-Pinetum myrtillosum*; IV – *Betuletum molinioso-myrtillosum*; V – *Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum*

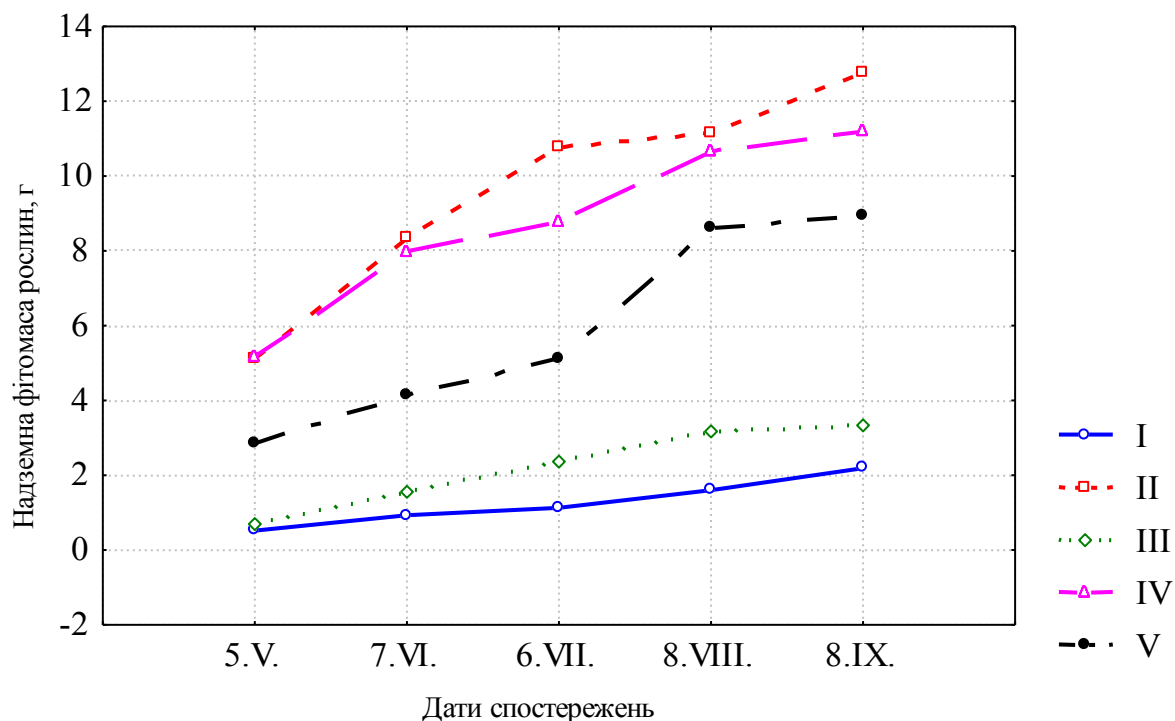


Рис. 5.26. Динаміка накопичення надземної фітомаси рослин *V. myrtillus* у вивчених асоціаціях: I – *Pinetum myrtilloso-hylocomiosum*; II – *Pinetum molinioso-myrtillosum*; III – *Querceto-Pinetum myrtillosum*; IV – *Betuletum molinioso-myrtillosum*; V – *Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum*

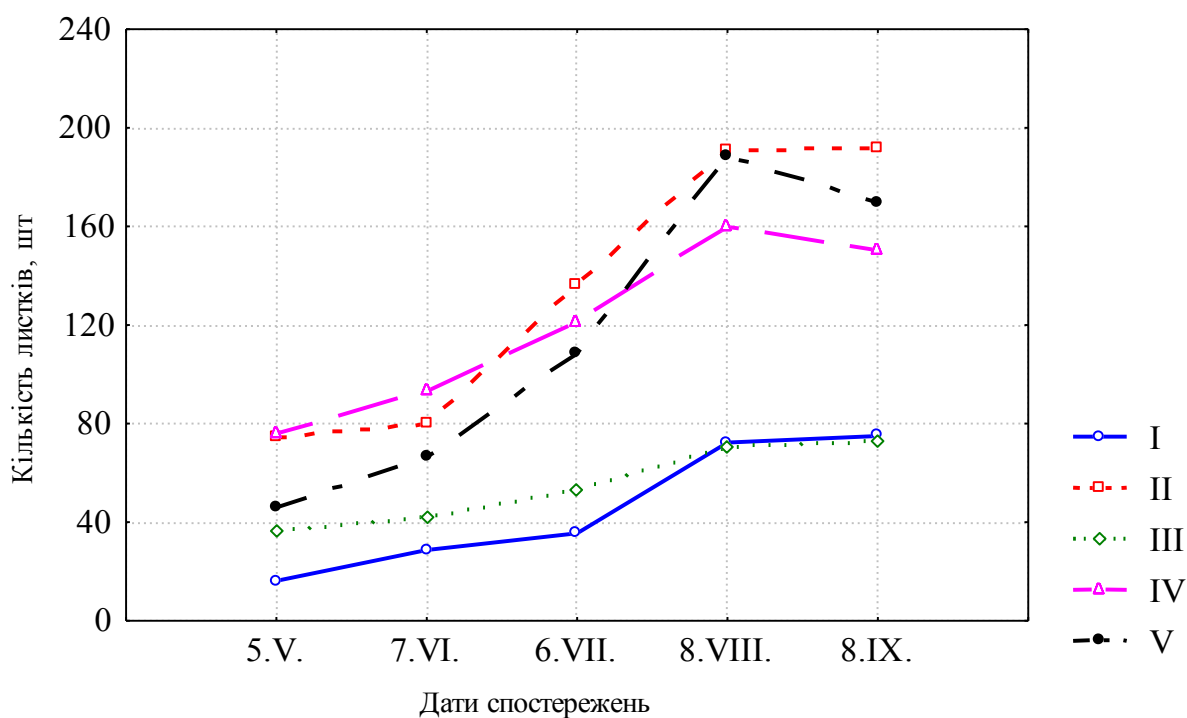


Рис. 5.27. Динаміка формування кількості листків рослин *V. myrtillus* у вивчених асоціаціях: I – *Pinetum myrtilloso-hylocomiosum*; II – *Pinetum molinoso-myrtillosum*; III – *Querceto-Pinetum myrtillosum*; IV – *Betuletum molinoso-myrtillosum*; V – *Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum*

Таблиця 5.11. Показники росту і продукційного процесу *V. myrtillus* протягом вегетаційного періоду у вивчених асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асо- ціації	AGR г/день	AGRA см ²	RGR г/г/день	RGRA см ² /см ² /день	NAR г/см ²
I	0,013±0,02	0,55±0,13	0,01±0,003	0,01±0,003	0,0002±0,00005
II	0,06±0,018	1,28±0,30	0,007±0,002	0,011±0,004	0,0008±0,0003
III	0,021±0,006	0,77±0,21	0,012±0,005	0,009±0,004	0,0003±0,0001
IV	0,045±0,015	1,08±0,46	0,013±0,006	0,01±0,003	0,0006±0,0002
V	0,047±0,03	0,91±0,34	0,009±0,003	0,1±0,003	0,0009±0,0001

***Vaccinium vitis-idaea*.** Ріст і формоутворення *V. vitis-idaea* вивчали в асоціаціях (табл. 5.12). Результати росту парціальних кушів подані на рис. 5.28–5.31. У період з травня по серпень в асоціаціях I і III та в асоціаціях II і IV з травня по вересень відбувалося закономірне збільшення величини всіх морфопараметрів, які враховувалися в різних асоціаціях, але з різними темпами. Протягом липня-серпня в досліджуваних асоціаціях I і III і в

асоціаціях II і IV протягом серпня – початку вересня засвідчувалося зменшення всіх морфопараметрів, які враховувалися, крім висоти рослин. Це можна пояснити відмиранням частини зелених листків у цей період. Хоча відмирання зелених листків у брусниці відбувається постійно, найбільш масовим воно є саме в цій асоціації.

Найвищі показники росту і формоутворення рослин *V. vitis-idaea* були в асоціації III (табл. 5.12). Середні темпи росту *V. vitis-idaea* у різних фітоценозах були подібними. Найактивнішим ріст і формоутворення були в асоціації III.

Таблиця 5.12. Показники росту і продукційного процесу *V. vitis-idaea* протягом вегетаційного періоду у вивчених асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціації	AGR г/день	AGRA см ²	RGR г/г/день	NAR г/см ²
I	0,003±0,0002	0,12±0,01	0,005±0,0006	0,0001±0,00003
II	0,005±0,0012	0,12±0,002	0,0007±0,002	0,0002±0,00007
III	0,004±0,0003	0,13±0,01	0,002±0,0004	0,0002±0,00001
IV	0,003±0,0006	0,11±0,023	0,006±0,002	0,0001±0,0002

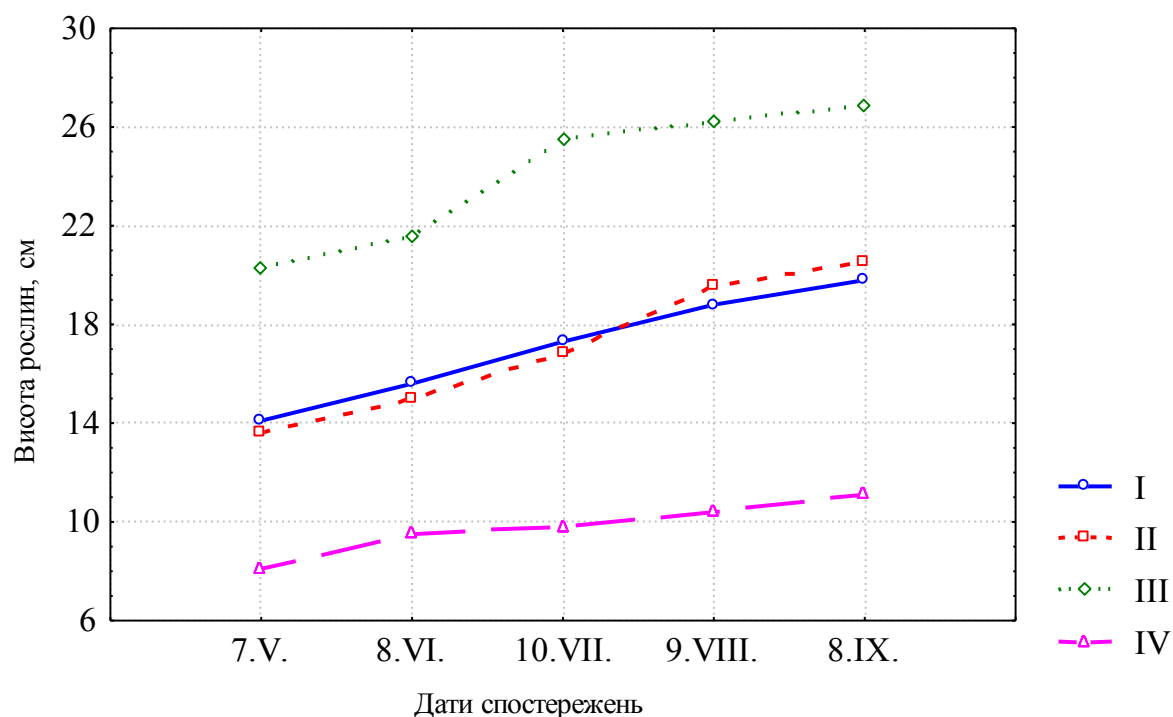


Рис. 5.28. Динаміка росту рослин *V. vitis-idaea* у вивчених асоціаціях: I – *Pinetum vaccinoso-myrtillosum*; II – *Betuleto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum*; III – *Querceto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum*; IV – *Pinetum vaccinoso-hylocomiosum*

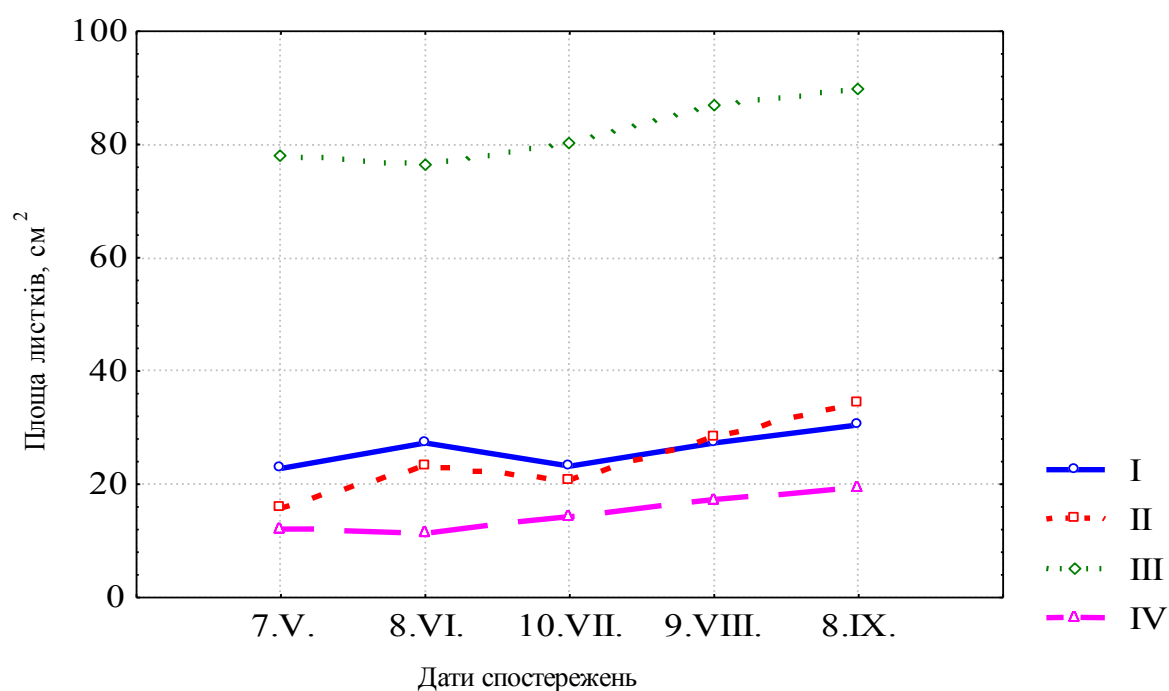


Рис. 5.29. Динаміка формування площі листків рослин *V. vitis-idaea* у вивчених асоціаціях: I – *Pinetum vaccinioso-myrtillosum*; II – *Betuleto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum*; III – *Querceto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum*; IV – *Pinetum vaccinioso-hylocomiosum*

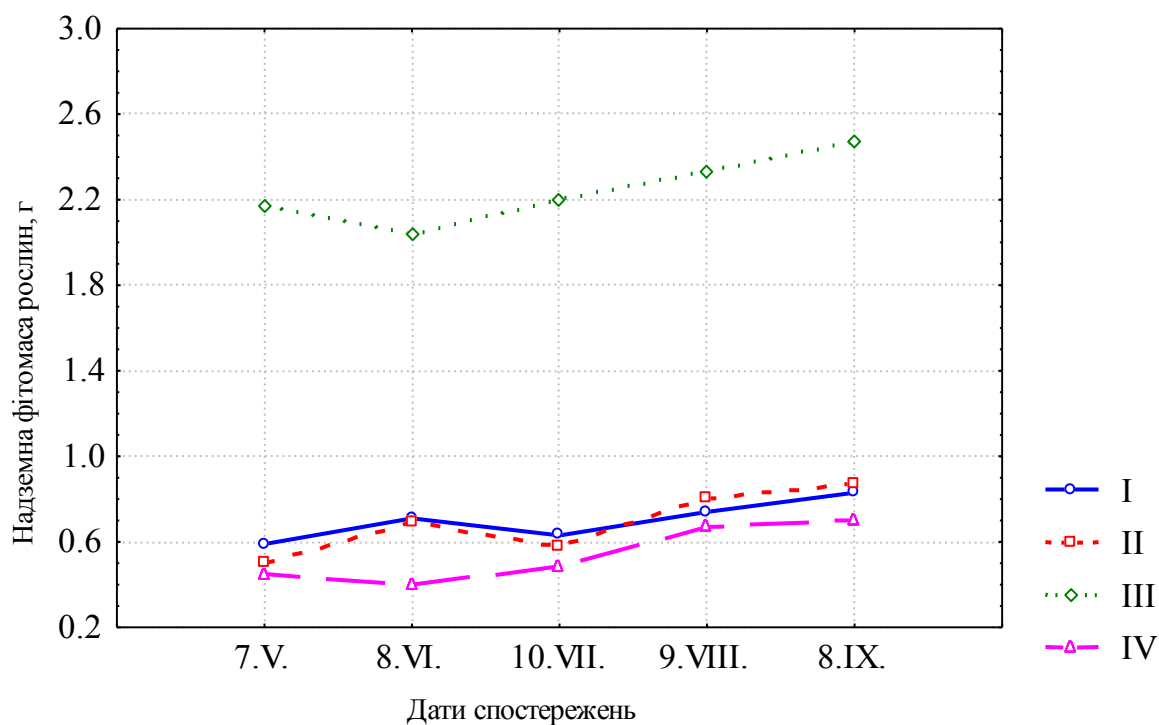


Рис. 5.30. Динаміка накопичення надземної фітомаси рослин *V. vitis-idaea* у вивчених асоціаціях: I – *Pinetum vaccinioso-myrtillosum*; II – *Betuleto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum*; III – *Querceto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum*; IV – *Pinetum vaccinioso-hylocomiosum*

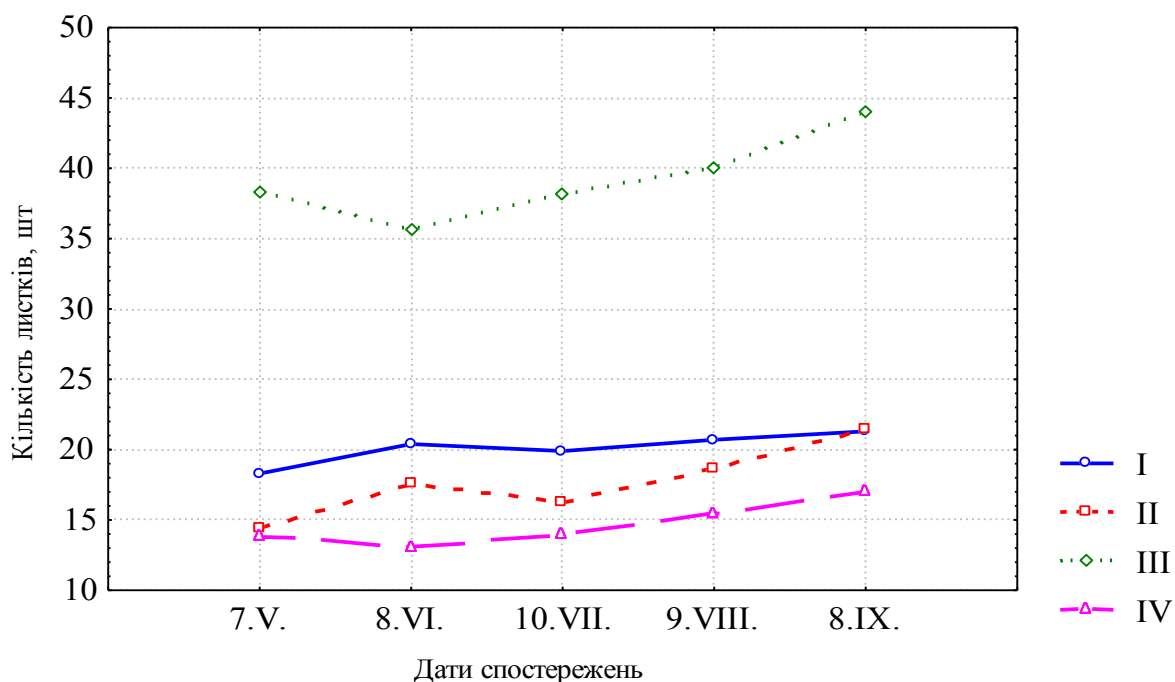


Рис. 5.31. Динаміка формування листя в рослин *V. vitis-idaea* у вивчених асоціаціях: I – *Pinetum vaccinioso-myrtillosum*; II – *Betuleto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum*; III – *Querceto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum*; IV – *Pinetum vaccinioso-hylocomiosum*

Оптимальні умови для росту і формоутворення *V. vitis-idaea* в умовах лісових екосистем найбільшою мірою склалися в умовах угруповання *Querceto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum*.

5.4. Темпи розвитку

У процесі багаторічних спостережень у природних і штучних лучних фітоценозах (Ермакова, Жукова, 1985) було встановлено, що особини рослин у популяціях відрізняються за темпами розвитку. Автори назвали це явище тимчасовою поліваріантністю. Усього за відмінностями в темпах розвитку було виділено п'ять класів.

1-й клас – прискорений розвиток. Полягає в скороченні термінів проходження рослинами окремих онтогенетичних станів. У деяких випадках мав місце також пропуск окремих онтогенетичних станів (як правило ювенільних або іматурних). Цими авторами, 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 субсенільного станів.

Максимальний інтервал – п'ять вікових станів: від іматурного до сенільного (Ермакова, 1985).

2-й клас – нормальні темпи розвитку. Нормальними темпами розвитку особин були визнані такі, за яких тривалість кожного онтогенетичного стану 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 дрібне підзростання на строк 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. Є виявленням затримки розвитку. Уперше цей випадок був описаний Т.А. Работновим в анемони (*Anemonoides sp.*) на субальпійських луках Кавказу. Подальші спостереження показали, що вторинний спокій – набагато поширеніше явище серед рослин, ніж вважалося це раніше. Вторинний спокій у рослин, які знаходяться в певному онтогенетичному стані, є одним із пристосувань до досить несприятливих умов існування.

5-й клас – повернення в більш ранні стани або омолодження. Виявляється можливим в тому разі, якщо рослина має ювенільні меристеми, що знаходяться в стані спокою.

Хоча поняття про різноманітність темпів розвитку рослин сформульовано досить давно, фактичного матеріалу в цьому напрямі є дуже мало. Є лише загальні вказівки, що в разі погіршення умов зростання тривалість життя збільшується. Зазначається, що на арадних та субарадних територіях з посиленням аридності старіння рослин прискорюється. У цілому, спостережуване різноманіття шляхів онтогенетического розвитку становить собою складні адаптації організменного рівня до екстремальних ситуацій.

За індивідуальної різноманітності темпів росту та біопродукційного процесу, за сезонної диференціації термінів цвітіння і плодоношення 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. 5.32).

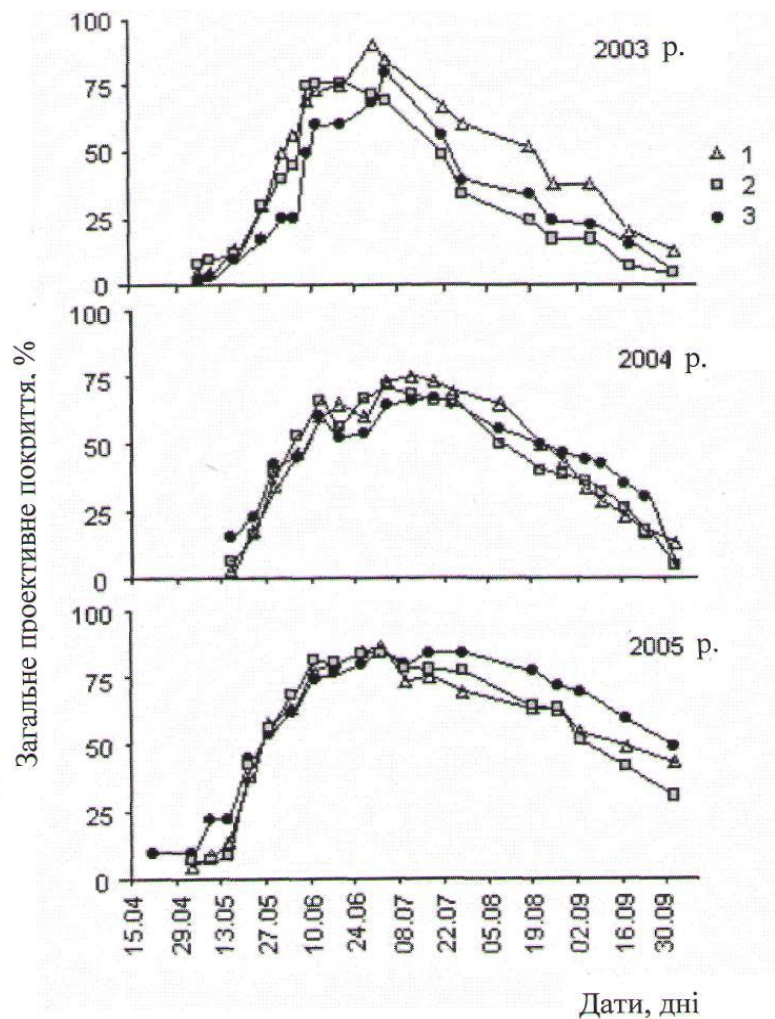


Рис. 5.32. Сезонна динаміка загального проективного покриття трав'яного ярусу. У листяно-соснових угруповань: 1 – березове війчасто-кропивне; 2 – листяно-соснове різнотравне; 3 – соснове різнотравне (за Ніколаєвою і Климовою, 2010).

5.5. Загальні закономірності росту та формоутворення лісових трав і чагарничків

На підставі чотирирічних досліджень і морфометричних обліків встановлено, що для всіх досліджуваних восьми видів трав'яно-чагарничкових рослин, які домінують у трав'яно-чагарничковому ярусі лісів в умовах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський», є спільними загальні особливості росту і формотвірних процесів. За життєвою стратегією і реалізованою еколого-фітоценотичною тактикою досліджувані види є багаторічниками з активним ростом і формоутворенням у весняно-літні місяці вегетаційного періоду.

У більшості з них є зимуючі листки, що подовжує період активного фотосинтезу в умовах лісових асоціацій з переважанням широколистяних

деревних порід, які дуже затінюють нижні яруси в літній період. Для всіх восьми вивчених видів трав'яно-чагарничкового ярусу визначено криві росту рослин у висоту, збільшення розміру листової поверхні і зростання надземної фітомаси. Корені всіх вивчених рослин пов'язані з верхнім горизонтом ґрунту.

Як показав аналіз онтогенезу досліджуваних рослин на основі авторських (*Molinia caerulea*, *Stellaria holostea*) і уточнених (*Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Carex pilosa*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*) шкал періодизації онтогенезу особин, усі вісім видів представлені, в основному, парціальними структурами вікового стану в амплітуді від іматурних до субсенільних і сенільних рослин. Насіннєве розмноження в умовах лісових екосистем північного сходу України – явище малопоширене.

У вивчених 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% (Злобин, 2000), та в досліджуваних рослин вона становить: *A. podagraria* 10,9–15,8%, *A. europaeum* 17,7–18,1%, *C. pilosa* 7,5–9,8%, *C. vulgaris* 1,8–2,8%, *M. caerulea* 34,0–45,5%, *S. holostea* 22,9–32,7%, *V. myrtillus* 48,6–54,4%, *V. vitis-idaea* 13,6–24,4%.

Отже, репродуктивне зусилля типових лісових компонентів трав'яно-чагарничкового ярусу не перевищувало 18%, здебільшого воно є нижчим, і лише в молінії, зірочника й чорниці досягало 32–54%. Можна вважати, що це відображує їх вторинну фітоценозогенетичну позицію.

Для багатьох досліджуваних видів рослин було характерним здрібнення особин при погіршенні умов. Раніше для брусниці і чорниці це зафіксовано Д. Бурдюненом і Л. Дагітом (1984). 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 (Ростова, 1991).

Загальною рисою біології всіх восьми видів рослин виявилася здатність до клоноутворення, пов'язана з розвитком кореневищ або батогів. 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.

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 відновлювання, старіння й генеративності. 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 восьми видів рослин є молодими або середньовіковими, рідше – старими. Клони у фазі старіючої деградації з повною відсутністю вегетативного розростання не були виявлені.

При аналізі структури клонів встановлено, що вона підпорядковується низці загальних закономірностей: а) з розвитком клонів їх розмір зростає, і збільшується займана клоном територія; б) щільність парціальних кущів завжди є максимальною в біологічному центрі клону (але не в його геометричному центрі) і закономірно знижується за радіусом до периферії клону; в) сукупності парціальних кущів у різних концентричних зонах клону неоднакові за співвідношенням парціальних кущів різного вікового стану; це дозволило субпопуляції парціальних кущів класифікувати як інвазійні, нормальні або регресивні; г) на основі закономірної зміни вікового стану парціальних кущів у клонах розроблені й запропоновані їхні графічні моделі; д) клони часто змикаються і взаємопроникають один в одного. Амплітуда середньої щільності парціальних кущів у клонах досліджуваних рослин становила: *A. podagraria* – від 45 до 70 шт./м²; *A. europaeum* – від 40 до 120 шт./м²; *C. pilosa* – від 12 до 65 шт./м²; *C. vulgaris* – від 8 до 12 шт./м²; *M. caerulea* – від 5 до 15 шт./м²; *S. holostea* – від 40 до 135 шт./м²; *V. myrtillus* – від 150 до 200 шт./м²; *V. vitis-idaea* – від 30 до 180 шт./м².

Отже, найщільніші клони формували чорниця і брусниця, найпухкіші – верес і молінія. Найбільш широкі амплітуди зміни щільності парціальних кущів у клонах були властиві брусниці і копитняку.

На підставі комплексного обліку особливостей росту і формоутворення парціальних кущів та вікового складу їх субпопуляцій у клонах виявлені еколого-фітоценотичні оптимуми рослин трав'яно-чагарничкового ярусу. Вони виявилися такими:

Aegopodium podagraria – Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum;

Asarum europaeum – Quercetum coryloso-asarosum;

Carex pilosa – Quercetum coryloso-caricosum (pilosae);

Calluna vulgaris – Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum;

Molinia caerulea – Betuleto-Pinetum moliniosum;

Stellaria holostea – Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum;

Vaccinium myrtillus – Pinetum molinioso-myrtillosum;

Vaccinium vitis-idaea – Querceto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum.

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 екологоценотичної 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 (2010), у випадку з *Fragaria vesca* – у дослідженні І.В. Шивцової (2009). Не менші вони й у вегетативно-рухливих рослин північного сходу України.

РОЗДІЛ 6

ЕКОЛОГІЧНА РІЗНОМАНІТНІСТЬ ВЕГЕТАТИВНО-РУХОМИХ РОСЛИН

6.1. 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 (1963) запропоновано поняття про еколого-ценотичний ареал рослин як набір асоціацій, в яких цей вид засвідчується 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 (1967) 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 чагарників, їх ценотичні ареали й оптимум є важливою характеристикою, яка визначає поширення цих видів рослин і їх стійкість.

6.2. 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 15,7% 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 2009–2012 рр. була виявлена досить широка представленість фітоценозів класу *Quercus-Fagetum* Br.Bl. et Vlieg. Це широколистяні ліси мезофітного і ксеромезофітного характеру сформовані в основному дубом з домішкою інших широколистяних порід (переважно липи і ясеня) (Соломаха, 2008). 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 засвідчується значна кількість інвазивних видів, що відтворює виявлену антропогенну трансформацію ряду таких лісів.

За докладного вивчення екології лісових трав нами були обрані такі 15 видів, 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. Росте на свіжих (у нижніх шарах зволжених), слабокислих, гумусних, багатих, піщаних, щебнистих, глинистих або мулях 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 ґалузиться й швидко розростається, забезпечуючи утворення клонів. Належить до ранньоквітучих рослин-ефемероїдів, швидко проходячи весь цикл розвитку, цвіте і плодоносить до повного розпускання листя дерев. Засвідчується на свіжих, слабокислих, багатих, гумусних, пухких, щебнистих і глинистих ґрунтах.

Brachypodium sylvaticum – багаторічник, що утворює нещільні дерновини діаметром 5–7 см. Кореневища шнуроподібні, білі, глибоко залягаючі. Цвіте з червня по серпень. Росте в затінених широколистяних,

ялиново-широколистяних і дрібнолистих 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: пригнічуюча 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-коричнєве, 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 мулях 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 мурами.

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. Ростає 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, аеруючому 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. Ростає 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 (Pigott, 1964).

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 (Didukh, 2011). Ці шкали амплітудні і дозволяють оцінювати види за 12 окремими екологічними режимами. За методикою А.Д. Булохова (2004) для видів лісових трав, що вивчаються, визначено їх екологічний оптимум і зіставлено з екологічними режимами фітоценозів класу *Querc-Fagetea* Br.Bl. et Vlieg. Оцінку екологічних режимів проведено за характерними діагностичними видами рослин синтаксонів цього класу. Як бачимо з рис. 6.1, основні екологічні режими в синтаксонів класу *Querc-Fagetea* досить широкі. Зокрема, за зволоженням ґрунту вони відповідають місцям життя від ксерофітних до субгідрофітних, за аерацією ґрунту – від субаерофільних до аерофобних тощо.

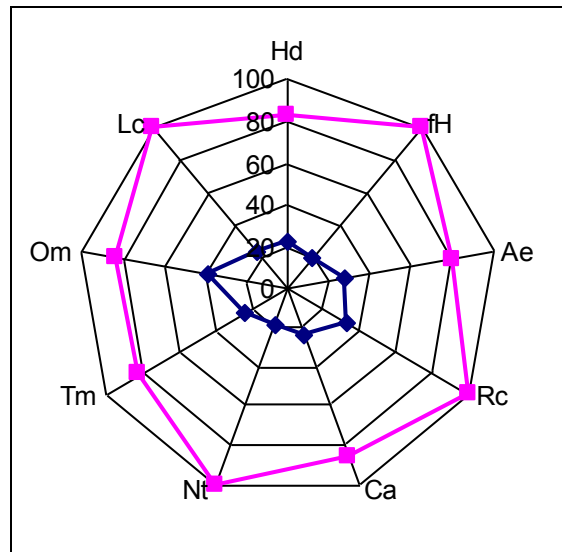
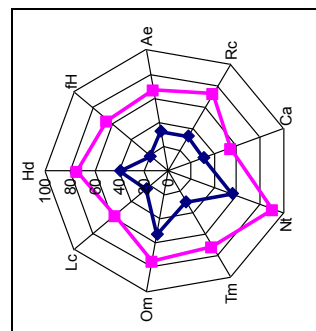


Рис. 6.1. Амплітуда екологічних режимів (від мінімуму до максимуму) для синтаксонів класу *Quercus-Fagetum*. Позначення осей: Hd – водний режим ґрунту; fH – змінність водного режиму ґрунту; Ae – аерація ґрунту; Rc – рН ґрунту; Ca – вміст карбонатів у ґрунті; Nt – вміст азоту в ґрунті; Tm – терморегим; Om – гумидність клімату; Lc – освітленість

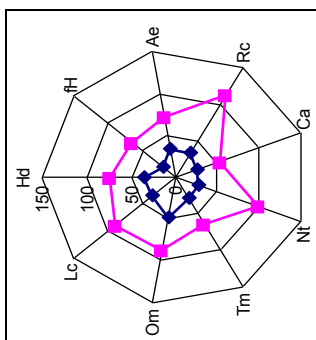
Індивідуальні екологічні амплітуди видів лісових трав, що вивчаються, наведені на рис. 6.2. Видно, що в цілому їх поширення відповідає екологічним чинникам, типовим для фітоценозів класу *Quercus-Fagetum*.

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 угруповань. Так, у *Anemone nemorosa* вимоги до терморегиму не виходять поза межі мезотермного, у *Brachypodium sylvaticum* високі вимоги до кислотності ґрунту, у *Melica nutans* до змісту в ґрунті карбонатів.

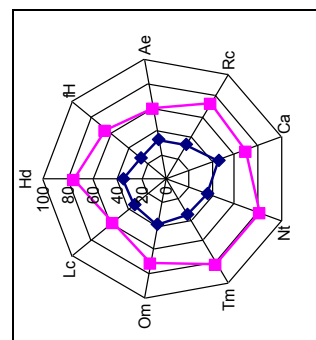
У цілому, індивідуальні екологічні амплітуди лісових трав відповідають екологічним режимам синтаксонів класу *Quercus-Fagetum* і за умови правильної господарської експлуатації цих лісів структура нижніх ярусів збереже свою цілісність і самобутність. Аналізуючи екологію лісових трав, слід враховувати, що екологічні чинники мають часткову взаємозамінюваність, так що дефіцит одного чинника може певною мірою перекриватися іншими чинниками (Горышина, 1979). 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.



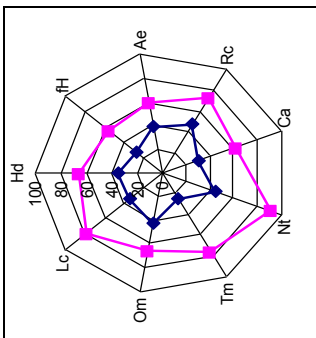
Aegopodium podagraria



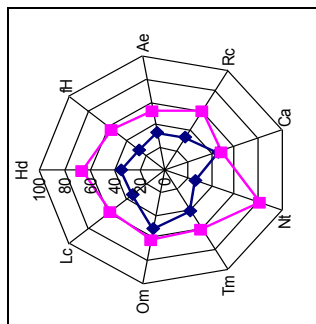
Anemone nemorosa



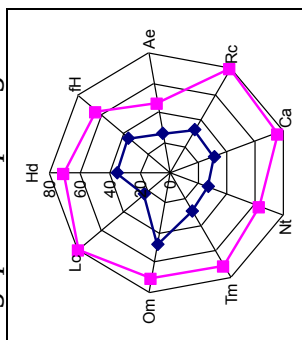
Brachypodium sylvaticum



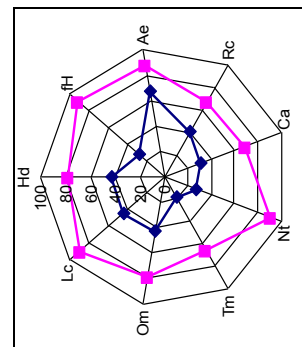
Campanula trachelium



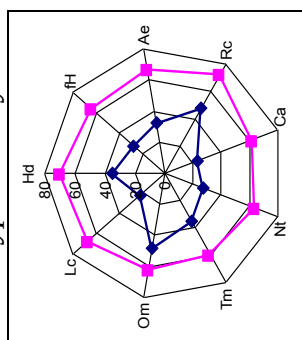
Carex pilosa



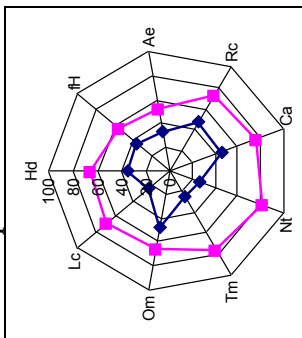
Convallaria majalis



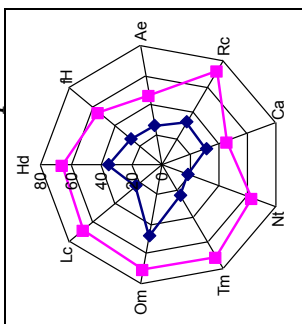
Filipendula ulmaria



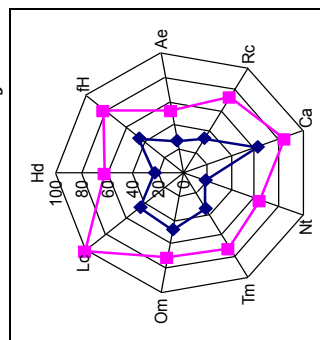
Hepatica nobilis



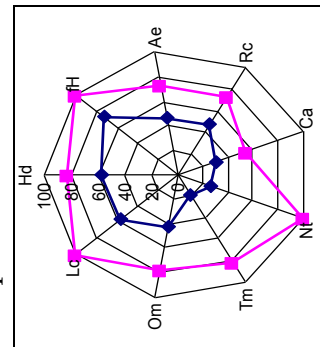
Lathyrus vernus



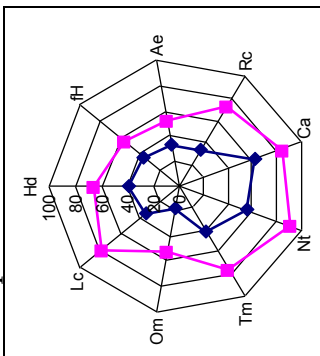
Melica nutans



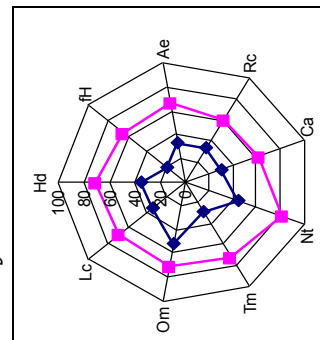
Polygonatum odoratum



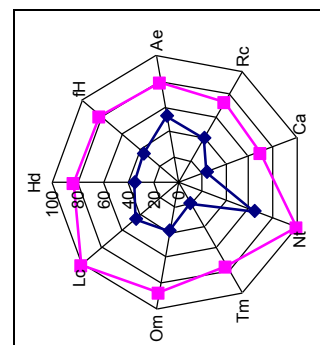
Ranunculus repens



Salvia glutinosa



Stellaria holostea



Urtica dioica

Рис. 6.2. Екологічні амплітуди оптимального режиму 15 видів лісових трав (позначення осей – як на рис. 6.1)

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 – куші, 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 Полісся України, встановити видовий склад ценозоутворювальних трав'янистих і чагарничкових рослин та оцінити його еколого-фітоценотичну відповідність природним умовам фітоценозу як цілісної екосистеми. На підставі геоботанічних описів для дослідження було обрано 30 видів трав і чагарничків, 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 Полісся (Онищенко, 2006; Соломаха, 2008):

1. Порядок *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. Порядок *Pulsatillo-Pinetalia sylvestris* Oberd. 1966 класу *Pulsatillo-Pinetea sylvestris* Oberd 1992. Соснові ліси на піщаних ґрунтах.
4. Порядок *Pinetalia* Oberd. 1949 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 використали екологічні шкали Я.П. Дідуха (Didukh, 2011). Екологічний режим кожного з синтаксонів оцінювали за набором характерних для нього видів рослин, використовуючи матеріали геоботанічних описів. Для оцінки

місць проживання застосовували три основні шкали: вологість ґрунту, вміст азоту в ґрунті й освітленість, оскільки це найбільш важливі чинники для рослин нижніх ярусів лісу.

Екологічний режим місцезростання оцінювали за формулою А.Д. Булохова (2004) за кожним з трьох чинників

$$L = \frac{k_i x_i + \dots + k_n x_n}{k_i + \dots + k_n},$$

де L – середнє значення екологічного чинника за шкалою Дідуха, k – значна кількість за шкалою Браун-Бланке, x – бал для цього чинника за шкалою. Згідно з рекомендаціями А.Ю. Корольока (2007) поправку на велику кількість не провели. Оскільки шкали Я.П. Дідуха інтервальні, то як точка, найбільш близька до оптимуму цього виду рослини, використовувалася середина інтервалу.

Наведено на рис. 6.3 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 Полісся, 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 центральноєвропейські види рослин. Близькість лісостепу і степу зумовила впровадження у флору Полісся лучних і лучно-степових видів. На підставі такого комплексного флорогенезу екологічний оптимум рослин-ценозоутворювачів нижніх ярусів лісів Полісся також виявляється помітно неоднаковим.

За детального аналізу екології й ценотичного статусу було виділено 30 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 30 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. 6.1). На рис. 6.3 зіставлені умови фітоценозу з оптимумом двох видів: *Oxycoccus palustris* з найбільшими відхиленнями умов місця поростання від оптимуму цього виду в цьому типі фітоценозу (3,27) і *Fragaria vesca* (2,83) і *Actaea spicata* – із найменшим (0,33).

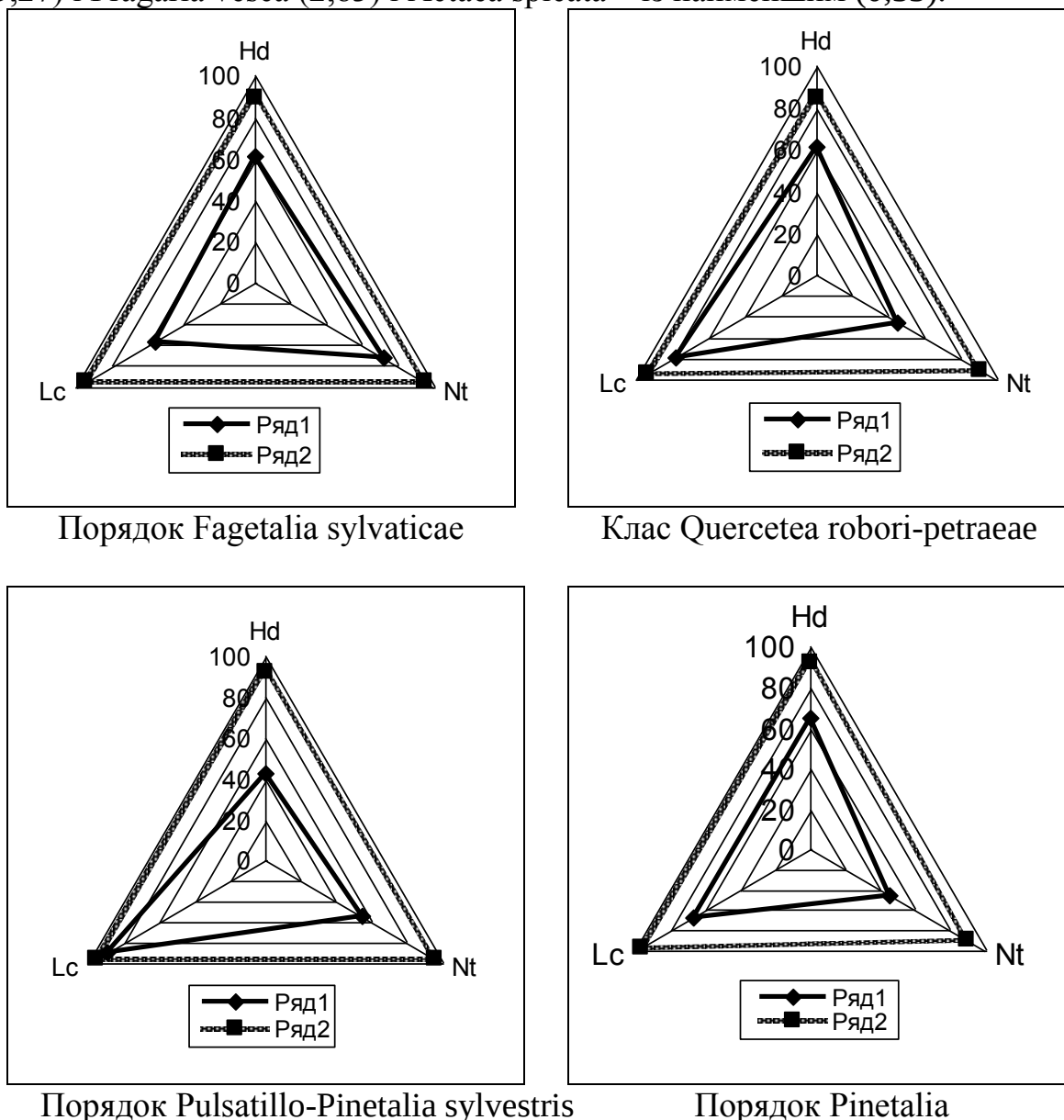


Рис. 6.3. Екологічний режим у лісових фітоценозах Полісся. Hd – режим зволоження ґрунту; Nt – вміст азоту в ґрунті; Lc – режим освітленості. 1 – число градацій шкали; 2 – екологічний режим фітоценозу

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. 6.2). Найбільшим відхилення було в *Oxalis acetosella* (2,60), а найменшим – у *Vaccinium myrtillus* (0,77) (рис. 6.5). 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*.

Аналіз потенційних ценозоутворювачів нижнього ярусу лісу в порядку *Pulsatillo-Pinetalia sylvestris* класу *Pulsatillo-Pinetea sylvestris* показав, що 17 видів із 30 аналізованих мають відхилення від середнього оптимуму більше 2 балів трьох шкал (табл. 6.3). 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. 6.6 зіставлені умови місць проживання й екологічний оптимум *Fragaria vesca* та *Calamagrostis epigeios*.

У фітоценозах порядку *Pinetalia* класу *Vaccinio-Piceetea* істотно, 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. 6.7 наведені положення екологічного оптимуму в зіставленні з екологічним середовищем фітоценозу *Oxalis acetosella* і *Vaccinium myrtillus*.

Наведена генералізована картина можливостей групи трав і чагарничків, що вивчаються, виступає в якості ценозоутворювачів нижніх ярусів лісів Полісся і 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.

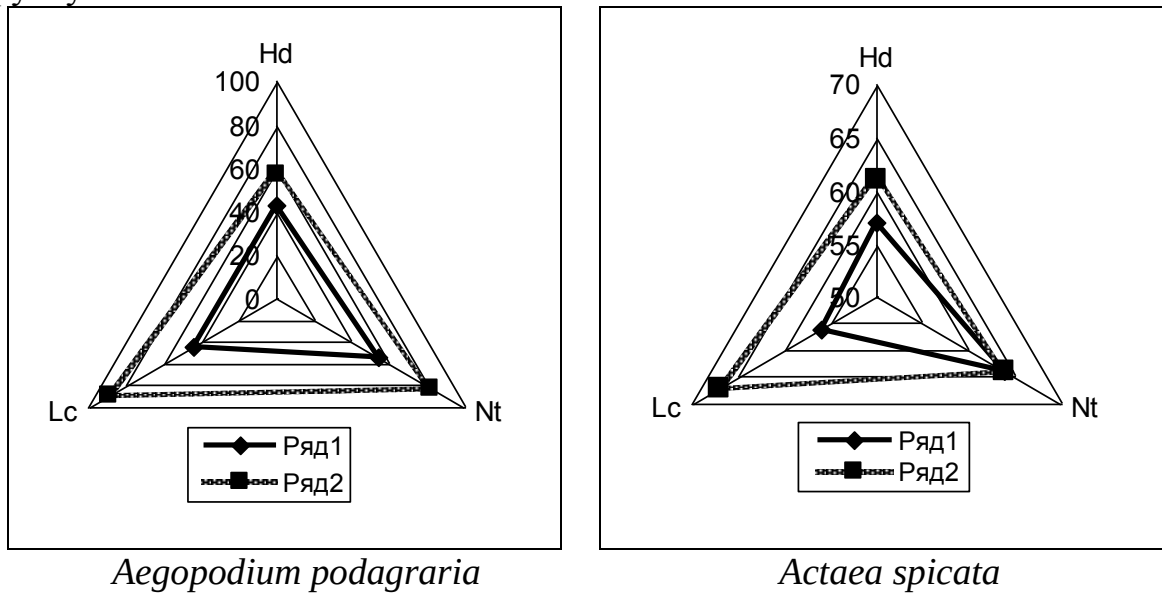


Рис. 6.4. Зіставлення екологічних умов місцезростання й екологічного оптимуму для двох контрастних видів рослин у фітоценозі порядку *Fagetalia sylvaticae* (умовні позначення – див. рис. 6.3)

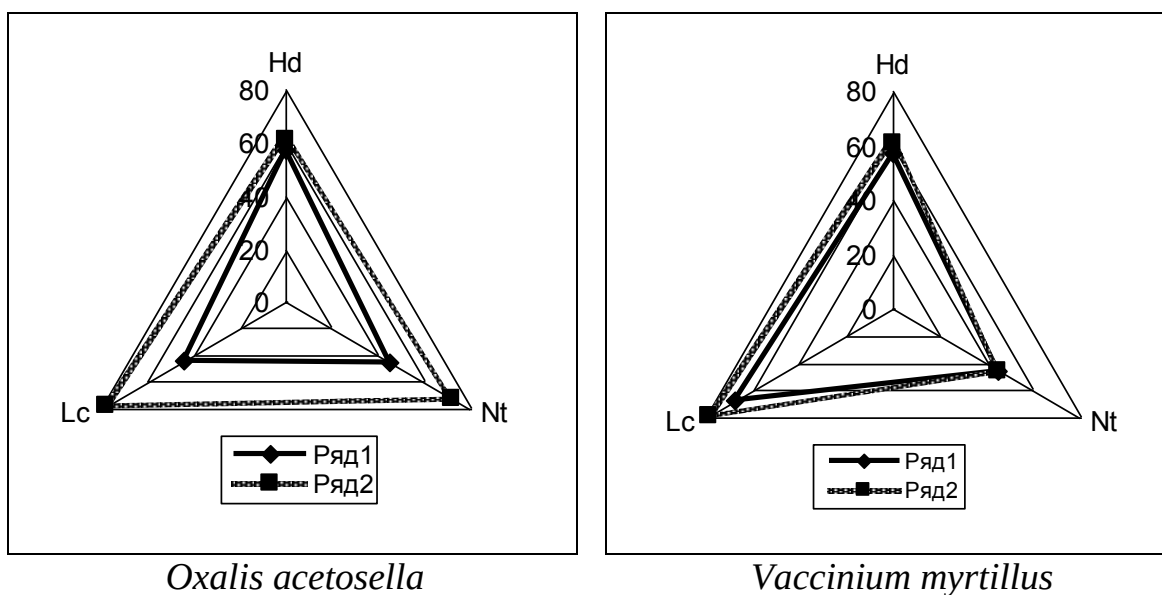
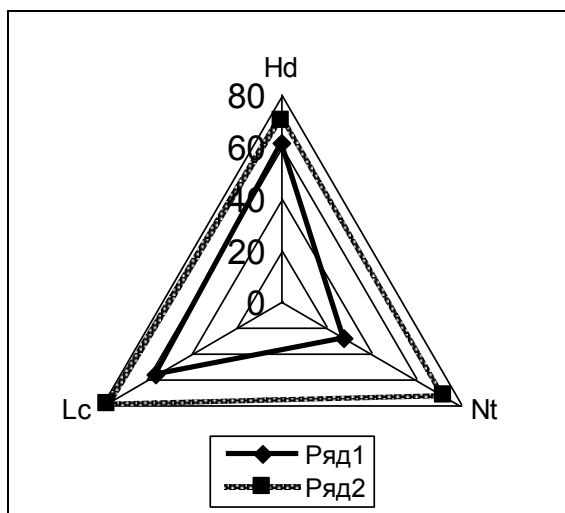
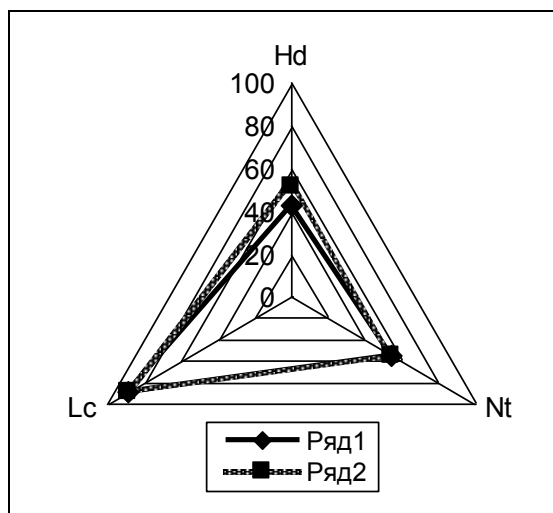


Рис. 6.5. Зіставлення екологічних умов місцезростання й екологічного оптимуму для двох контрастних видів рослин у фітоценозі порядку *Quercion robur-petraeae* (умовні позначення – див. рис. 6.3)

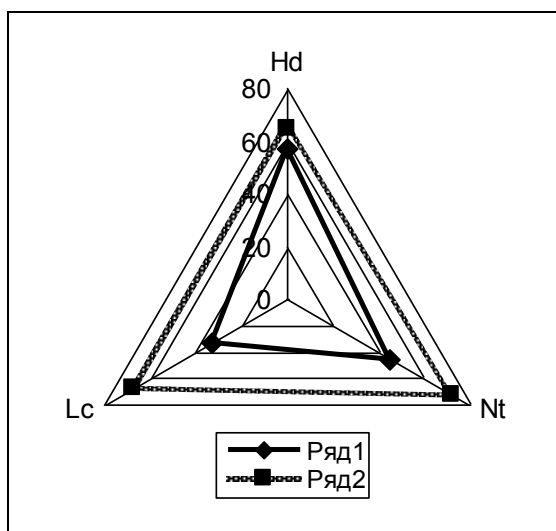


Fragaria vesca

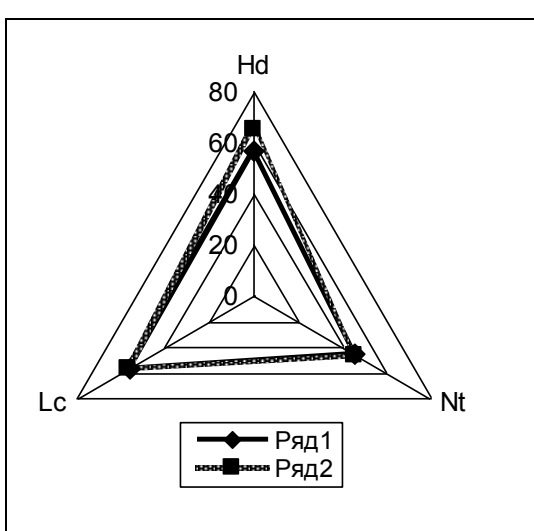


Calamagrostis epigeios

Рис. 6.6. Зіставлення екологічних умов місцезростання й екологічного оптимуму для двох контрастних видів рослин у фітоценозі порядку Pulsatillo-Pinetalia sylvestris (умовні позначення – див. рис. 6.3)



Oxalis acetosella



Vaccinium myrtillus

Рис. 6.7. Зіставлення екологічних умов місцезростання й екологічного оптимуму для двох контрастних видів рослин у фітоценозі порядку Pinetalia класу Vaccinio-Piceetea (умовні позначення – див. рис. 6.3)

Розгляд потенційних ценозоутворювачів нижнього ярусу лісів Полісся з урахуванням наведених вище міркувань дозволяє звузити кількість таких видів для кожного з чотирьох даних синтаксонів (табл. 6.1–6.4).

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.

Таблиця 6.1. 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

Вид рослин	Середні значення екологічних чинників у фітоценозі			
	Hd – вологість	Nt – вміст азоту	Lc – освітлення	середнє відхилення за модулем
	13,6	7,5	4,1	
	відхилення в балах			
<i>Vaccinium myrtillus</i>	+1,6	+3,0	–1,4	1,53
<i>Rhodococcum 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>C. 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

Таблиця 6.2. 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	Nt – вміст азоту	Lc – освітлення	середнє відхилення за модулем
	13,3	4,3	6,3	
	відхилення у балах			
<i>Vaccinium myrtillus</i>	+1,3	−0,2	+0,8	0,77
<i>Rhodococcum 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 6.3. 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	Nt – вміст азоту	Lc – освітлення	середнє відхилення за модулем
	10,0	5,7	7,4	
	відхилення у балах			
<i>Vaccinium myrtillus</i>	−2,0	+1,2	+1,9	1,70
<i>Rhodococcum 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 6.4. 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	Nt – вміст азоту	Lc – освітлення	середнє відхилення за модулем
	14,3	4,3	5,8	
	відхилення у балах			
<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

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 через несприятливий режим 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 освітленість під пологом лісу.

Отже, формування живого надґрунтового покриву в лісах Полісся України значною мірою контролюється екологією лісових трав і чагарничків відповідно до 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.

6.3. Потенційні екологічні оптимуми і реалізовані екологічні ніші в різних типах лісових екосистем на північному сході України

На території України лісові екосистеми розрізняються за багатьма параметрами у зв'язку з регіоном їх знаходження. А.П. Травлєєв і Н.А. Белова (2008) 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 долі 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 індивідуальний екологічний оптимум основних видів трав і чагарничків з метою прогнозування динаміки їх популяцій. При цьому ми керувалися теоретичним положенням Н.А. Бєлової і А.П. Травлєєва (2002) 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 в Червону книгу 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 (Шеляг-Сосонко, 2002; Григора, 2005; Соломаха, 2008; Onyshchenko, 2009 та ін.). Літературні дані і матеріали досліджень автора, що здійснювалися у 2000–2010 роках, показують, що відповідно до еколого-флористичної класифікації в регіоні можна виділити шість класів лісової рослинності. Їх перелік наведено в табл. 6.5.

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 (Миркин, 1987). 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 (Василевич, 2007).

Таблиця 6.5. Основні синтаксони лісових фітоценозів північно-східної України і їх характерні види в трав'яно-чагарничковому ярусі

№	Клас	Основні характерні види класу порядків і союзів, що входять до нього
Центральні синтаксони		
1	<i>Querceto-Fagetea Br.-Bl., 1937</i>	<i>Aegopodium podagraria, Anemoneides nemorosa, Brachypodium sylvaticum, Campanula trachelium, Carex digitata, Convallaria majalis, Epipactis helleborine, Hepatica nobilis, Lathyrus vernus, Lilium martagon, Melica nutans, Poa nemoralis, Polygonatum odoratum, Ranunculus auricomus, Scilla bifolia, Salvia glutinosa, Stellaria holostea, Viola reichenbachiana, V. mirabilis.</i>
2	<i>Vaccinio-Piceetea Br.-Bl., 1939.</i>	<i>Convallaria majalis, Melampyrum pratense, Orthilia secunda, Ptilium crista-castrensis, Pyrola minor, Pyrola rotundifolia, Rubus saxatilis, Trientalis europaea, Vaccinium myrtillus, Vaccinium uliginosum, Vaccinium vitis-idaea.</i>
3	<i>Pulsatillo-Pinetea sylvestris Oberdorfer, 1992</i>	<i>Calamagrostis arundinacea, Carex ericetorum, Chelidonium majus, Chimaphila umbellata, Lamium purpureum, Melandrium album, Potentilla humifusa, Pulsatilla patens, Peucedanum oreoselinum, Scabiosa ochroleuca, Senecio borysthenticus, Sedum telephium.</i>
Маргінальні синтаксони		
4	<i>Quercetea robori-petreae Br.-Bl. et. Tx., 1963.</i>	<i>Calamagrostis arundinacea, Carex brizoides, C. pilulifera, Hieracium murorum, Holcus molis, Molinia caerulea, Vaccinium myrtillus.</i>
5	<i>Salicetea purpureae Moor., 1958.</i>	<i>Calystegia sepium, Humulus lupulus, Mentha arvensis, Phalaroides arundinacea, Rubus caesius, Stachys palustris, Symphytum officinale, Urtica dioica.</i>
6	<i>Alnetea glutinosae Br. Bl. ex Tx., 1943.</i>	<i>Carex elongata, Carex acutiformis, Dryopteris cristata, Lycopus europaeus, Solanum dulcamara.</i>

Для класифікації лісів запропоновано багато різних схем. В Україні велику перспективу має типологія природних лісів, розроблена О.Л.

Бельгардом (1950, 1971). На північному сході України в наш час при класифікації лісових фітоценозів стає популярною система Браун-Бланке. Аналіз загальних монографій (Klika, 1955; Matuszkiewicz, 2001) щодо еколого-флористичної класифікації виконаних на північному сході України (Шеляг-Сосонко, 2002; Григора, 2005; Соломаха, 2008; Гончаренко, 2009, 2010; Рогова и др., 2005 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 цієї ревізії, що входять до складу трав'яно-чагарничкового ярусу, представлені в табл. 6.5.

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 (Назаренко, 2014)) Елленберга (Ellenberg, 1952, 1996), у якій режим вологості поділений на 12 ступенів, а інші екологічні режими – на дев'ять. У зв'язку тим що шкала Елленберга не охоплює всіх даних видів і має багато пропусків в оцінці окремих режимів, вона була доповнена точковою шкалою Ландольта (Landolt, 1977), 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 інтегральні оцінки екологічних режимів. Фітоіндикаційний етап дослідження був проведений на підставі рекомендацій, викладених у роботах А.Д. Булохова (2004), Я.П. Дідуха і П.Г. Плюти (1994), В.Д. Туровцева і В.С. Краснова (2005), Н.М. Назаренко (2009) 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. Виявилось, що в класі *Quercetea roburi-petreae* (рис. 6.6) 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.

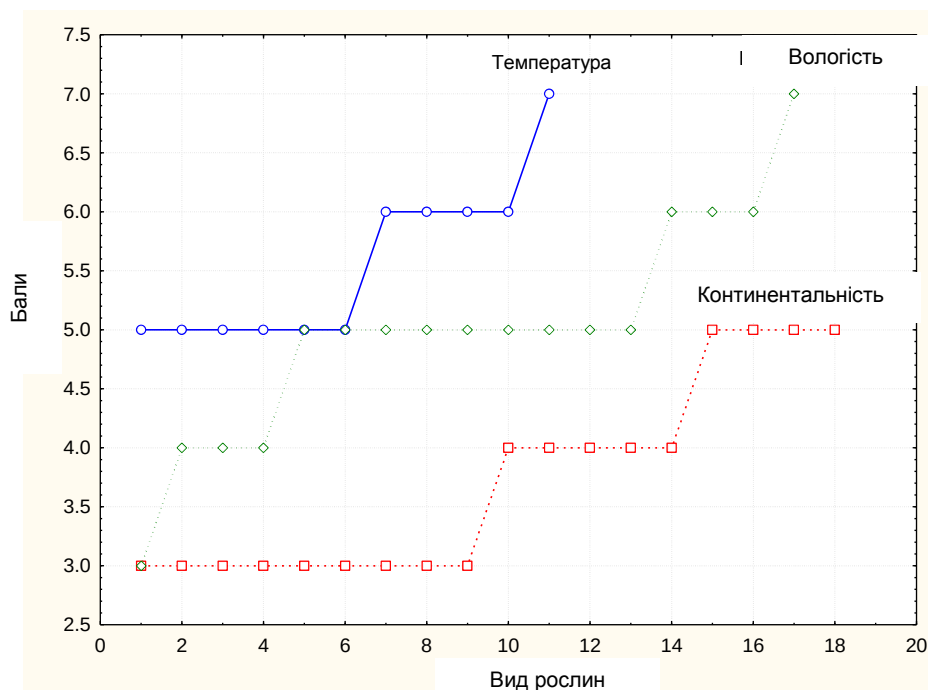


Рис. 6.6. Індивідуальна екологія видів рослин класу Querceto-Fagetea за трьома екологічними чинниками (Вид рослин: 1. *Aegopodium podagraria*, 2. *Anemoneides nemorosa*, 3. *Brachypodium sylvaticum*, 4. *Campanula trachelium*, 5. *Carex digitata*, 6. *Convallaria majalis*, 7. *Epipactis helleborine*, 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. *V. mirabilis*).

У класі Vaccinio-Piceetea (рис. 6.7) широта екологічних амплітуд у групі характерних видів також значна і становить за вологістю – 4, за температурою – 2 і за континентальністю – 5 східців шкали.

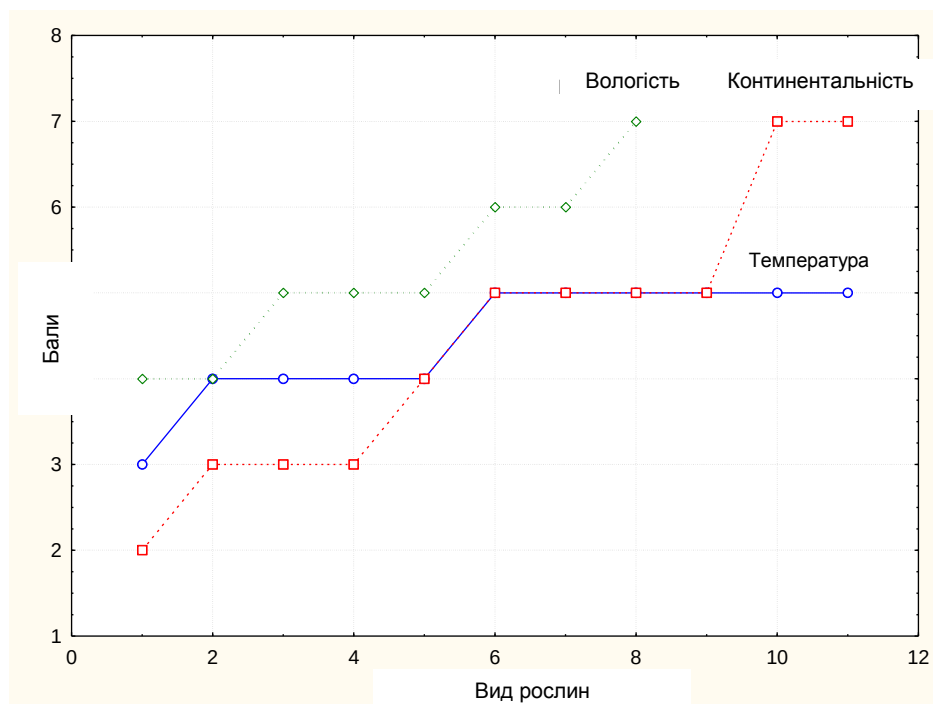


Рис. 6.7. Індивідуальна екологія видів рослин класу Vaccinio-Pinetea за трьома екологічними чинниками (Вид рослин: 1. *Convallaria majalis*, 2. *Melampyrum pratense*, 3. *Orthilia secunda*, 4. *Ptilium crista-castrensis*, 5. *Pyrola minor*, 6. *Pyrola rotundifolia*, 7. *Rubus saxatilis*, 8. *Trientalis europaea*, 9. *Vaccinium myrtillus*, 10. *Vaccinium uliginosum*, 11. *Vaccinium vitis-idaea*).

Схожа картина виявлена й для характерних видів класу Pulsatillo-Pinetea (рис. 6.8). 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 (освітленості, ґрунтової родючості і кислотності ґрунту).

Отже, характерні види трав'яно-чагарничкового ярусу трьох центральних класів лісових екосистем на північному сході України істотно відрізняються за своїм індивідуальним екологічним оптимумом. Екологічно характерні види синтаксону – це збірна група. Ці дані узгоджуються з висновками І.В. Гончаренка і Я.П. Дідуха (2002) про наявність досить широких амплітуд у синтаксонів нижчих рангів, що виділяються за системою Браун-Бланке.

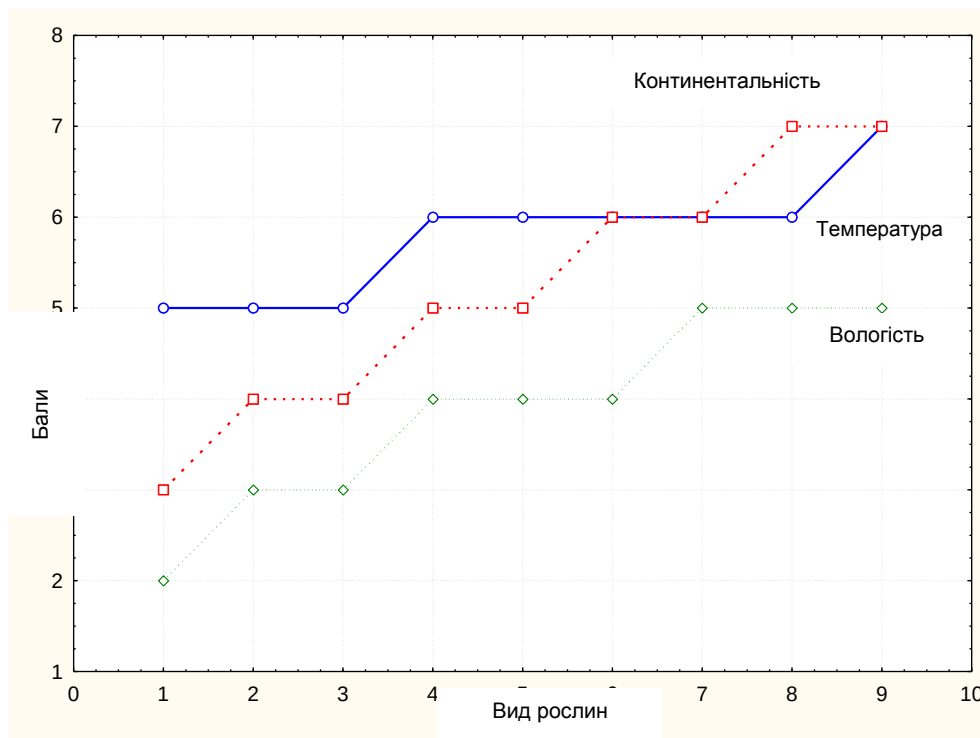


Рис. 6.8. Індивідуальна екологія видів рослин класу Pulsatillo-Pinetea за трьома екологічними чинниками (Вид рослин: 1. *Calamagrostis arundinacea*, 2. *Carex ericetorum*, 3. *Chelidonium majus*, 4. *Chimaphila umbellata*, 5. *Lamium purpureum*, 6. *Melandrium album*, 7. *Potentilla humifusa*, 8. *Pulsatilla patens*, 9. *Peucedanum oreoselinum*, 10. *Scabiosa ochroleuca*, 11. *Senecio borysthenticus*, 12. *Sedum telephium*).

Виявлена картина широких екологічних амплітуд у характерних видів вищих синтаксономічних одиниць у лісовій рослинності є з точки погляду 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.

Зміни рослинності внаслідок дії глобального потепління клімату стали виявлятися вже наприкінці XX століття. Так, Холекса (Holeksa, 2005) 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. Беззаперечно, що 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 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 ступенях 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 ступенях 7(6) і 6(7), тобто на 2–3 ступені в більш прогрітих і вологих місцях проживання можуть посилити свою позицію (рис. 6.9).

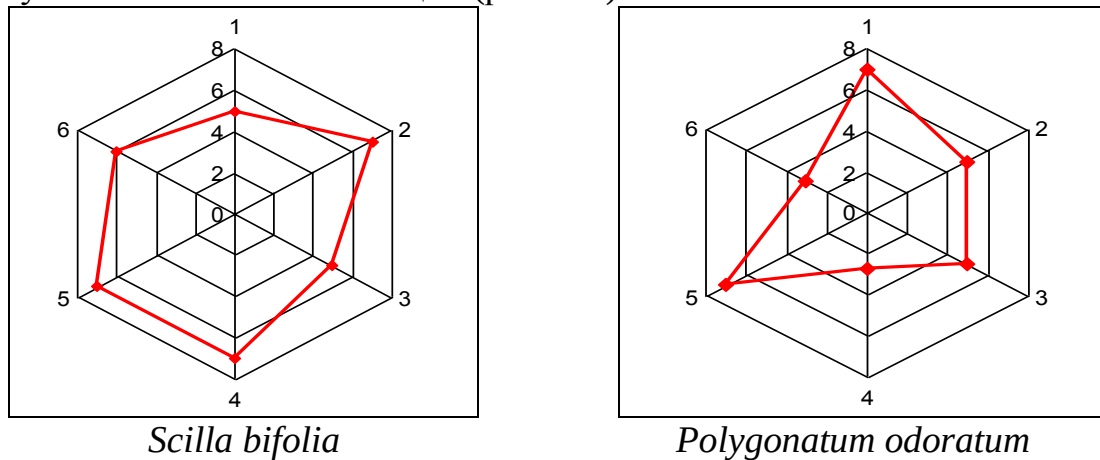
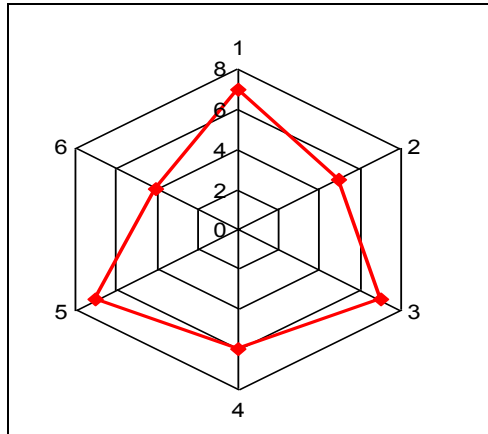


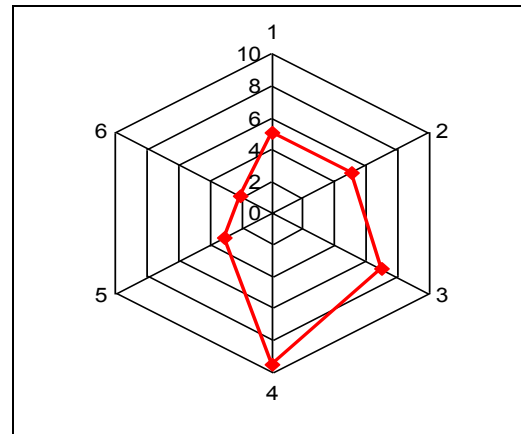
Рис. 6.9. Екологічний оптимум двох контрастних видів рослин класу Querceto-Fagetea. Позначення осей: 1 – освітлення; 2 – температура; 3 – континентальність; 4 – вологість; 5 – кислотність ґрунту; 6 – родючість ґрунту

Аналогічну картину можна очікувати й в інших класах рослинності. Наприклад, у рослинних угруповань класу Vaccinio-Pinetea. Характерні для цього класу види рослин однорідніші, але навіть в цьому класі *V. vitis-idaea*, *Pyrola minor*, екологічний оптимум яких доводиться на порівняно холодні (ступені 3–4) і сухі (ступені 4–5) можуть помітно знизити свою роль у складанні асоціацій, що входять до цього класу. Навпаки, такі види як *Rubus saxatilis*, *Vaccinium myrtillus*, *Trientalis europaea*, *Melampyrum pratense*, індивідуальний екологічний оптимум яких припадає за шкалами температури і вологості на ступені 5 і 6–10 відповідно, беззаперечно, у нових умовах отримають перевагу (рис. 6.10).

У рослинних угрупованнях класу Pulsatillo-Pinetea можливі деградаційні процеси в популяціях таких видів, як *Pulsatilla patens*, *Lamium purpureum*, *Peucedanum oreoselinum*, екологічний оптимум яких за шкалою температури відповідає ступеням 5–6, а за шкалою вологості ступеням 2–3.



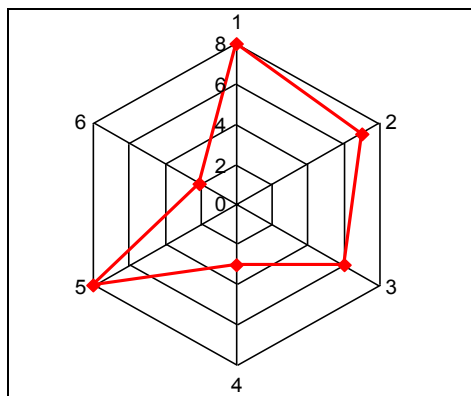
Rubus saxatilis



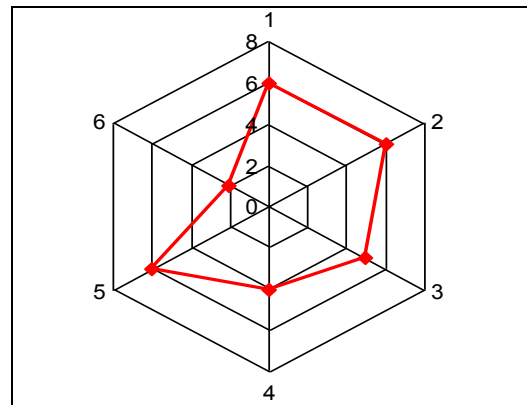
Trientalis europaea

Рис. 6.10. Екологічний оптимум двох контрастних видів рослин класу Vaccinio-Pinetea (умовні позначення – див. рис. 6.9)

Також можна прогнозувати посилення позиції популяцій *Scabiosa ochroleuca*, *Chelidonium majus*, *Melandrium album*, індивідуальний екологічний оптимум яких відповідає за температурою ступеням 6–7, а за вологістю – ступеням 4–5 (рис. 6.11).



Scabiosa ochroleuca



Pulsatilla patens

Рис. 6.11. Екологічний оптимум двох контрастних видів рослин класу Pulsatillo-Pinetea (умовні позначення – див. рис. 6.9)

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 7

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ ВЕГЕТАТИВНО-РУХОМИХ РОСЛИН У ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМАХ

7.1. Періодизація онтогенезу

На підставі численних робіт фахівців школи А.А. Уранова та Т.О. Работнова та їх послідовників дискретний опис онтогенезу рослин став нормою як у вітчизняних, так і в зарубіжних дослідженнях.

***Aegopodium podagraria*.** Тривалість повного онтогенезу *A. podagraria* практично не піддається виміру, тому що багаторазово відбувається омолодження дочірніх особин при вегетативному розмноженні. Мінімальна тривалість повного онтогенезу, обчислена підсумовуванням тривалості життя особини до початку вегетативного розмноження становить близько 50 років.

В онтогенезі *A. podagraria* визначені чотири основні вікові періоди, кожний з яких може бути поділений на кілька вікових підперіодів (рис. 7.1).

I. Латентний період. Насіння (se). Плід *A. podagraria* – вислоплідник, що розпадається на два мерикарпії. Мерикарпій 3–3,5 мм завдовжки і 1–1,7 мм завширшки, оголений, з п'ятьма рівними ниткоподібними ребрами. Насіння з ендоспермом і маленьким зародком. Маса 1000 насінин в умовах Північного сходу України становить 1,3–2,1 г. Насіння, яке обсіпається, знаходиться зазвичай у підстилці або верхньому шарі ґрунту.

II. Передгенеративний період. Проростки (р). Проростання насіння у ДСНПП має місце в середині – наприкінці травня. Проростання надземне. Проросток має дві лінійно-ланцетні сім'ядолі, що асимілюють протягом одного-двох місяців і потім відмирають. Крім сім'ядольних листків, проросток дуже швидко формує один-два справжні листки, що асимілюють. Проростки в середині літа зазвичай повністю гинуть. Лише невелика їх частина в умовах низької конкуренції і підвищеної вологості місцезростання переходить у ювенільний стан.

Ювенільні рослини (j). Рослина переходить у ювенільний стан після відмирання сім'ядольних листків. На першому році розвитку формується стрижневий корінь до 20–40 см завдовжки й утворюється до 10 кореневих відростків. На другий рік у рослин розвиваються 2–3 трійчасті листки, що асимілюють й утворюються плагіотропні пагони, що розміщуються біля поверхні ґрунту. Ріст рослин супроводжується потовщенням головного кореня та гіпокотилія, на якому розташовуються придаткові корені. Тривалість цієї фази онтогенезу становить 2–3 роки.

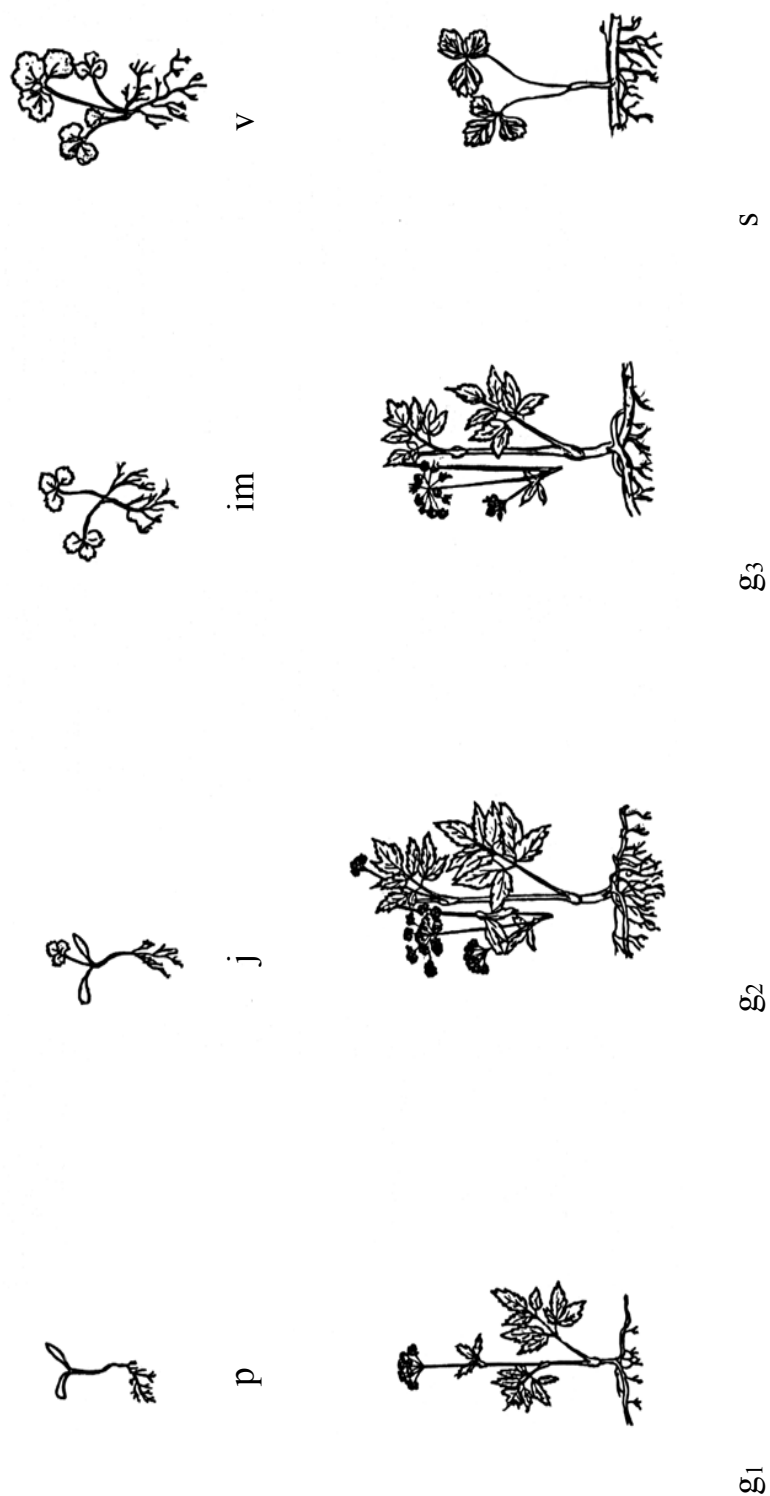


Рис. 7.1. Етапи онтогенезу *Aegorodium rodagaria*: р – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середньо генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

Іматурні рослини (im). Іматурні рослини *A. podagraria* відрізняються від рослин попередніх груп значними розмірами листків, кількістю їх, а головне – появою листків п'ятиподібного й семиподібного типу. Краї листків мають зубці іншого порядку. Плагіотропні пагони мають міжвузля і лускоподібні листки.

Віргінільні рослини (v). Характерною рисою вступу особин у цей період є поява поблизу первинної рослини 2–4 парціальних пагонів і наявність подвійно трійчастороздільних листків. Особини *A. podagraria* формують куртини. Вегетативне розмноження у яглиці активно починається наприкінці віргінільного, на початку генеративного періоду. Клон, що виникає, складається з раметів, представлених розетковими парціальними пагонами.

III. Генеративний період. Генеративні рослини (g). Генеративні рослини характеризуються цвітінням і плодоношенням. Першу групу генеративних рослин складають молоді генеративні особини (g_1). У цьому віковому стані вже розвинутий квітконос. Рослини знаходяться на самому початку цвітіння. У таких раметів переважають кореневища світло-бурого кольору, які активно розростаються. Другу групу серед генеративних рослин складають особини середньовікового генеративного стану (g_2). На цей період припадає пік цвітіння *A. podagraria*. Він обумовлений максимальним розвитком поверхні листків (кількість часток листка збільшується до 15), найбільшою кількістю пагонів, кореневища стають темніші порівняно з попереднім віковим станом. У групі старих генеративних особин (g_3) триває цвітіння й плодоношення, але з'являються ознаки старіння. У рослин цього вікового стану не лише зменшується асимілювальна поверхня, а й помітно скорочуються новоутворення плагіотропних кореневищ і придаткових коренів.

IV. Післягенеративний період. Сенільні особини (s). Представлені невеликими розетками. Для рослини такого вікового стану характерна втрата здатності до цвітіння і вегетативного розмноження. Ріст і розвиток усіх органів припиняється. Утворення плагіотропних кореневищ та придаткових коренів майже не зафіксовано.

***Asarum europaeum*.** Тривалість повного онтогенезу *A. europaeum* важко визначити, тому що багаторазово відбувається омолодження дочірніх особин унаслідок вегетативного розмноження парціальних кущів. У цілому особина *A. europaeum* – це сукупність парціальних кущів, які частково пов'язані кореневищами, а частково втратили такий зв'язок.

В онтогенезі *A. europaeum* розрізняються чотири основні вікові періоди, кожний з яких може поділятися на декілька вікових підперіодів.

У наших дослідженнях використовувалась така періодизація онтогенезу *A. europaeum* (рис. 7.2):

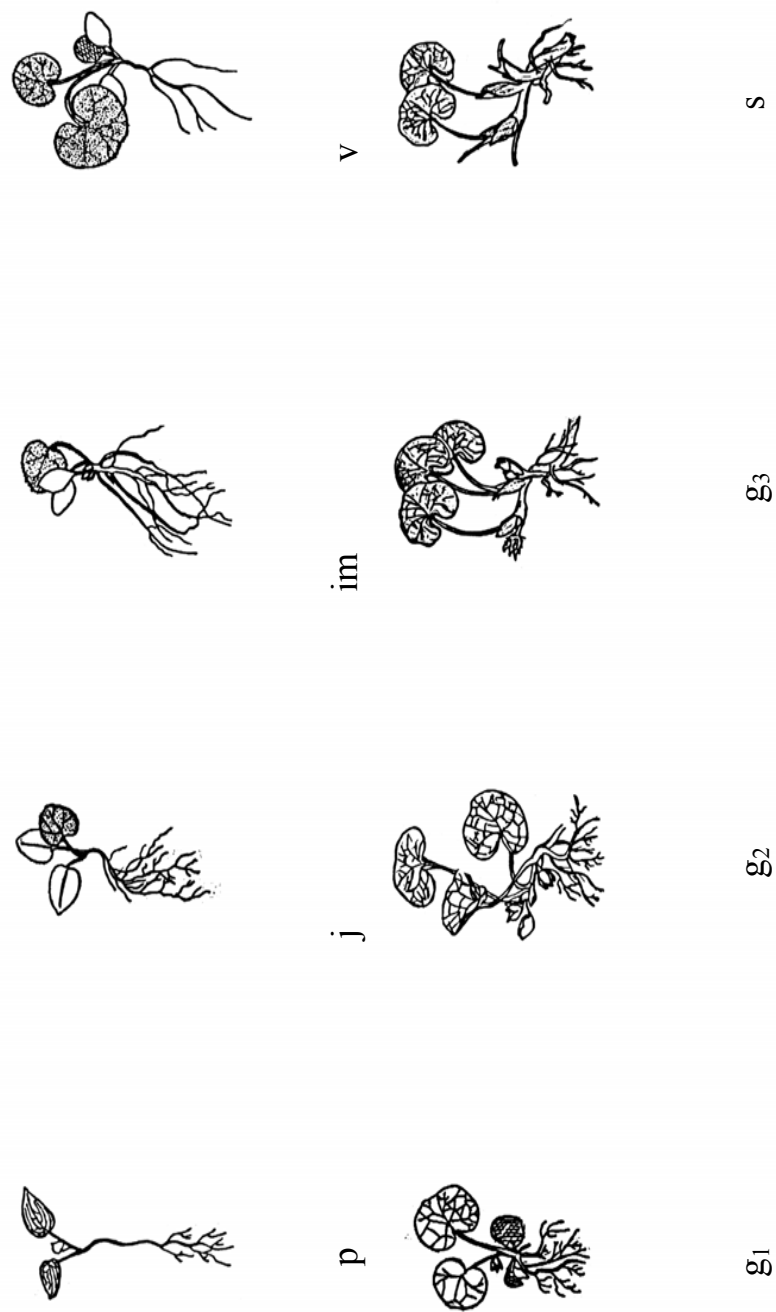


Рис. 7.2. Етапи онтогенезу *A. eugoraeum*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

I. Латентний період. Насіння (se). Насіння трикутно-яйцеподібної форми з придатком до 4 мм завдовжки і близько 2 мм завширшки. Придатки насіння *A. europaеum* поїдаються мурахами, які безпосередньо беруть участь у поширенні популяцій копитняка.

II. Передгенеративний період. Проростки (р). Проросток *A. europaеum* має дві блискучі, яскраво-зелені, неопушені листоподібні сім'ядолі. У рослини в цей період також добре виявлений тонкий видовжений головний корінь. У такому стані проросток зимує. Навесні відбувається формування невеликих пагонів з одним листком, що асимілює. Відмирання сім'ядолей відбувається в серпні другого року життя рослини.

Ювенільні рослини (j). Сім'ядолі в рослин ще зберігаються, з'являється перший серединний асимілюючий листок із ниркоподібною платівкою. У цьому стані рослини перебувають 2–3 роки. У фазу ювенільності на кожному річному прирості формуються 2–3 низові лускоподібні листки і, як правило, один серединний листок. Ріст рослин супроводжується розвитком головного кореня з добре сформованими бічними і придатковими коренями.

Іматурні рослини (im). Відмінною рисою цього вікового стану є зникнення сім'ядолей. В іматурний віковий стан рослина переходить на 3–4 рік розвитку. З'являються пари серединних листків. Головну роль у формуванні кореневої системи відіграють придаткові корені.

Віргінільні рослини (v). Вступ парціальних кущів *A. europaеum* до віргінільного вікового стану відбувається, як правило, на 5–6 році життя. Характерною рисою цього вікового стану є розгалуження пагонів. Із пазушних бруньок пагонів головної осі минулих років розвиваються бічні пагони. У віргінільному стані особини *A. europaеum* починають формувати куртини (клони) шляхом формування нових раметів на кореневищах.

III. Генеративний період. Генеративні особини (g). Перший етап серед генеративних рослин *A. europaеum* представляють молоді генеративні особини (g_1). Парціальні кущі цвітуть уперше. У цей період активно діє симподіальне наростання. Кількість листків збільшується до 3–4. На особини середньогенеративного стану (g_2) припадає пік цвітіння *A. europaеum*. Він характеризується максимальним розвитком листової поверхні, найбільшою середньою величиною річного приросту, найбільшою кількістю бруньок відновлення й розгалуженим кореневищем. В особин старого генеративного стану (g_3) тривають цвітіння й плодоношення, але з'являються ознаки старіння. Річні прирости менші від попередніх. Зменшується асимілювальна поверхня і помітно скорочується новоутворення придаткових коренів.

IV. Післягенеративний період. Сенільні особини. (s). Для особин цього вікового стану характерна втрата здатності до цвітіння і

вегетативного розмноження. Ріст і розвиток усіх органів припиняється. Утворення нових придаткових коренів також припиняється. Кореневища загнивають.

Загальна тривалість онтогенезу окремого парціального куща, за О.В. Смирновою і К.В. Зворикіною (1974), становить 25–30 років.

***Carex pilosa*.** Тривалість повного онтогенезу *C. pilosa* за О.В. Смирновою (1968), становить близько 50 років, однак, оскільки багаторазово відбувається омолодження дочірніх особин унаслідок вегетативного розмноження, можна припустити, що реальна тривалість повного онтогенезу осоки волосистої набагато більша.

За О.В. Смирновою (1980), у *C. pilosa* мають місце дев'ять вікових етапів онтогенезу:

- I. Проростки.
- II. Ювенільні особини.
- III. Іматурні рослини.
- IV. Віргінільні.
- V. Молоді генеративні.
- VI. Середньовікові генеративні.
- VII. Старі генеративні.
- VIII. Старі вегетативні.
- IX. Сенільні.

У цій класифікації припускається глибоке омолодження генеративних особин з переходом генеративних рослин у вегетативні, що нами в природі не помічено. Такі «старі вегетативні особини» насправді становлять собою або іматурні, або пригноблені віргінільні, які тривалий час так і не почали генеративного розмноження. Тому для періодизації онтогенезу була прийнята інша схема. Вона має такий вигляд (рис. 7.3):

I. Латентний період. Насіння (se). Одиницею дисемінації є плід – горішок, вміщений у мішечок. Він оберненояйцеподібний, тупотригранний, 4–5,5 мм завдовжки з багатьма жилками і зі слабкозігнутим іржавим двозубчатим носиком довжиною 1,5–2 мм.

II. Передгенеративний період. Проростки (p). Проросток *C. pilosa* має головний корінь, мішечок і мезокотиль. Пізніше із зародкової бруньки розвивається розетковий пагін з 2–5 листки, що асимілюють. Приблизно через місяць після проростання в основі первинного пагона утворюються придаткові корені.

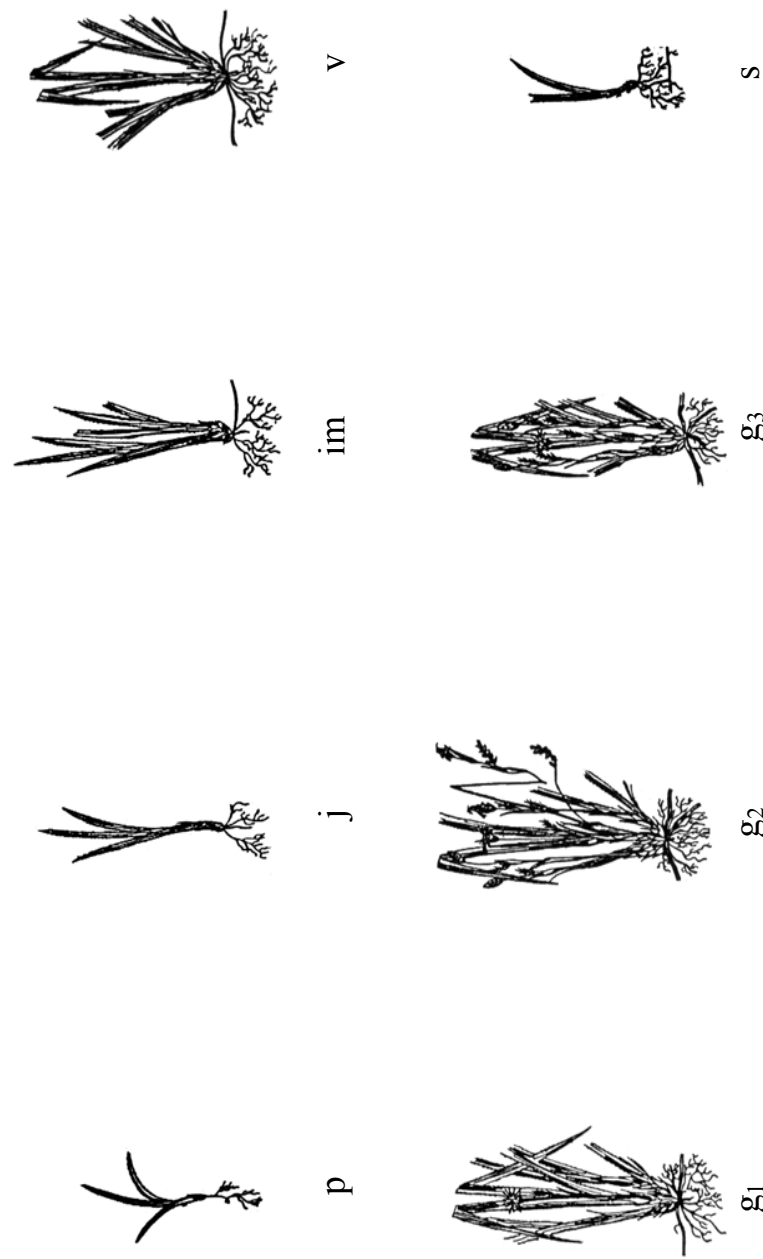


Рис. 7.3. Етапи онтогенезу *Carex pilosa*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

Ювенільні рослини (j). У цей віковий стан осока переходить на другий рік життя. Рослини мають 2–5 асимілюючих листків, які за розмірами є дещо більшими, ніж листки проростків. Головний корінь відмирає, є придаткові корені. Рослина переходить до симподіального наростання, хоча пагін першого порядку може ще наростати якийсь час моноподіально, після чого відмирає. Тривалість цієї фази онтогенезу 2–3 роки.

Іматурні рослини (im). Відмінною рисою особин осоки даного вікового стану є початок кущіння з формуванням у них бічних пагонів довжиною 5–25 см. Листки крупніші і їх більше. Це фаза початку первинного кущіння осоки.

Віргінільні рослини (v). Вступ парціальних кущів осоки у вегетативний віковий стан відбувається до п'ятого року життя. Пагін першого порядку відмирає. Рослини утворюють поблизу первинного куща дочірні кущі. Починають формуватися куртини (клони) осоки.

III. Генеративний період. Генеративні особини (g). Молоді генеративні особини (g_1) знаходяться в стані першого цвітіння. В умовах північного сходу України це відбувається на 5–6 році життя. У цей період активно йде утворення плагіотропних пагонів. Другий етап представляють особини середньовікового генеративного стану (g_2). На цей період припадає пік цвітіння *C. pilosa*. Він обумовлений максимальним розвитком кореневої системи і листової поверхні. У фазі старих генеративних особин (g_3) цвітіння і плодоношення тривають, але виявляються перші ознаки старіння. У рослин скорочується кількість асимілюючих розеток, втрачається здатність до захоплення нових площ.

IV. Післягенеративний період. Сенільні особини (s). Для особин даного вікового стану характерна втрата здатності до цвітіння та вегетативного розмноження. Ріст і розвиток усіх органів припиняється. Переважають корені, які відмирають. Рослини *C. pilosa* у фазі сенільного вікового стану представлені поодинокими невеликими парціальними кущами з 1–2 розеточними пагонами.

***Calluna vulgaris*.** Тривалість повного онтогенезу *C. vulgaris*, як і всіх *Ericaceae*, важко піддається визначенню, оскільки протягом життєвого циклу внаслідок вегетативного розмноження відбувається постійне омолодження парціальних кущів *C. vulgaris*.

В онтогенезі вересу розрізняють чотири основні фази (Gimingham, 1972). Детальніший поділ життєвого циклу вересу на основні вперше було виконано Ю.А. Злобіним і М.А. Храмченком (1963), які поділили його онтогенез на 10 етапів. Нами була запропонована така схема для періодизації повного онтогенезу *C. vulgaris* (рис. 7.4):

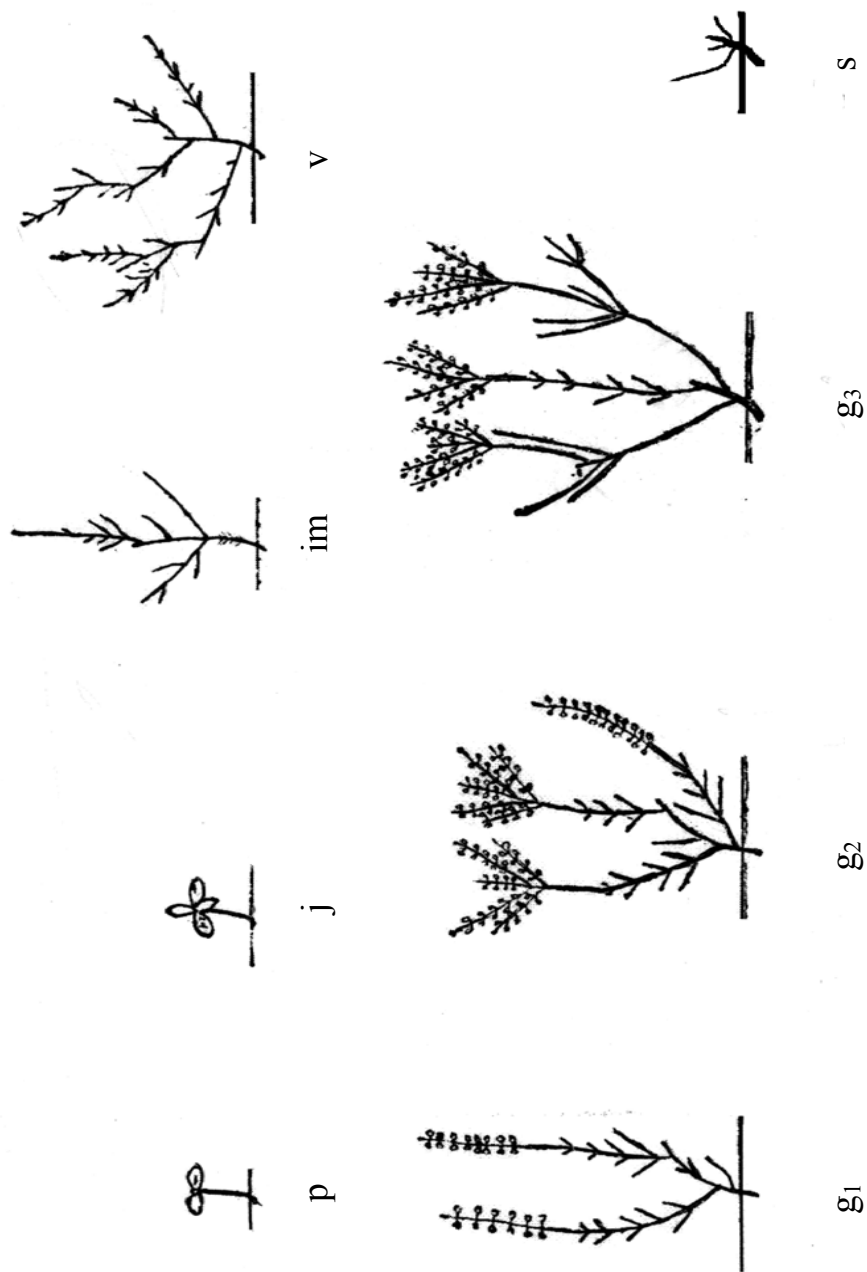


Рис. 7.4. Етапи онтогенезу *Calluna vulgaris*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

I. Латентний період. Насіння (se). Насіння кулястої форми до 0,8 мм діаметром.

II. Передгенеративний період. Проростки (p). Проросток *C. vulgaris* відрізняється наявністю двох овальних чи яйцеподібних сім'ядолей. Є головний корінь до 7 см довжиною.

Ювенільні рослини (j). У рослин з'являються перші пари листків. Пагін наростає моноподіально. Довжина головного кореня досягає 2–4 см.

Іматурні рослини (im). З'являються пагони другого порядку, сім'ядолі засихають. Коренева система починає проникати в гумусовий горизонт. Висота іматурних рослин 1,5–10 см.

Віргінільні рослини (v). Унаслідок галуження утворюються пагони 3-го і більше порядків. Ріст особин відбувається симподіально. Листки в основі головних пагонів засихають. Рослини висотою до 20 см. З цього вікового стану починається формування парціальних кущів *C. vulgaris*. Цей етап онтогенезу може поділятися на v_1 , v_2 і v_3 залежно від порядку бічних пагонів від 3 до 6-го і більше.

III. Генеративний період. Генеративні рослини (g). Молоді генеративні особини (g_1) перебувають на самому початку цвітіння. На подовжених пагонах іншого порядку з'являються квітки. Кількість генеративних пагонів досягає 7 шт. Пік цвітіння і плодоносіння *C. vulgaris* припадає на особини середньовікового генеративного стану (g_2). Квітки є на подовжених пагонах 2-го порядку й укорочених пагонах 3-го порядку. У фазу старих генеративних особин (g_3) цвітіння і плодоносіння тривають, але вивляються перші ознаки старіння. Подовжені квітконосні пагони відсутні, квітки лише на пагонах третього і більше порядків, зібраних у пучки.

Нижні пагони до половини і більше оголені від листків. Приріст і новоутворення вегетативних пагонів слабшає або повністю припиняється.

IV. Післягенеративний період. Сенільні рослини (s). Цвітіння відсутнє. Особини засихають, не утворюючи нових пагонів і листків.

Molinia caerulea. Тривалість повного онтогенезу *M. caerulea* важко піддається визначенню, тому що багаторазово протягом життєвого циклу внаслідок вегетативного розмноження постійно відбувається омолодження дочірніх особин. Тому як демографічні одиниці використовують самостійний укорінений пагін.

У наших дослідженнях використовувалась така періодизація онтогенезу *M. caerulea* (рис. 7.5):

I. Латентний період. Насіння (se). Насіння *M. caerulea* – типова для злаків зернівка.

II. Передгенеративний період. Проростки (p). При проростанні насіння *M. caerulea* з'являється первинний корінець, а потім на поверхню ґрунту виходить первинне стебло, обгорнуте колеоптилем.

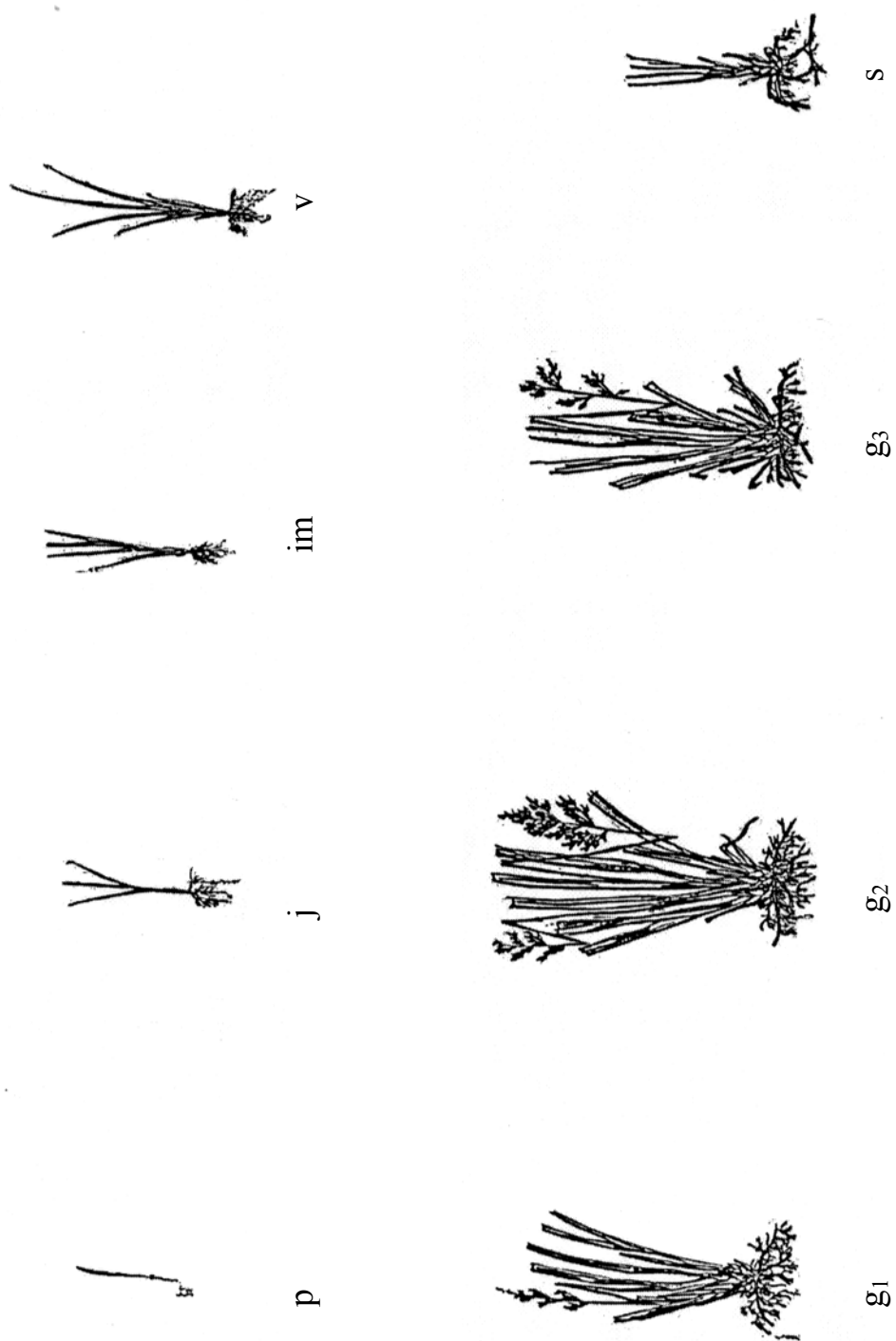


Рис. 7.5. Етапи онтогенезу *Molinia caerulea*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

Пізніше зародкова листкова піхва проривається першим справжнім листком, який розвивається під нею, і у вигляді безбарвної трубочки залишається в нижній частині проростка.

Ювенільні рослини (j). У ювенільному віковому стані мезокотиль у верхній частині товщає, утворюючи вузол кушіння, з якого відходять придаткові корінці. Ріст рослини супроводжується збільшенням кількості й розмірів листків, що асимілюють. У ювенільних рослин їх може бути 3–4.

Іматурні рослини (im). Іматурні рослини молії відрізняються від рослин попередніх вікових груп розмірами листків, лінійною, довго загостреною формою та їх кількістю. Головну роль у формуванні кореневої системи відіграють придаткові корені. В іматурному віковому стані відбувається утворення первинного куща.

Віргінільні рослини (v). Характерною рисою вступу рослин до цього періоду є поява поблизу первинної рослини бічних пагонів. Унаслідок розростання кореневищ у цей період утворюються невеликі куртини (клони) *M. caerulea*, відбувається активне кушіння особин.

III. Генеративний період. Генеративні рослини (g). Характерною ознакою рослин *M. caerulea* даного вікового стану є наявність генеративних органів. Молоді генеративні особини (g_1) знаходяться на початку цвітіння. У цей період активно відбувається вегетативне розмноження внаслідок формування кореневищ, кількість листків збільшується. Другий етап (g_2) – особини середньовікового генеративного стану. На цей період припадає пік цвітіння *M. caerulea*, максимально розвинута листкова поверхня. Активно відбувається розростання кореневищ. У фазі старих генеративних особин (g_3) цвітіння і плодоношення тривають, але вже починають виявлятися перші ознаки старіння рослин. Зменшується асимілювальна поверхня, сповільнюється утворення кореневищ, помітно скорочується формування придаткових коренів. Кореневища набувають темного кольору.

IV. Післягенеративний період. Сенільні особини (s). Для особин даного вікового стану характерна втрата здатності до цвітіння і вегетативного розмноження. Ріст і розвиток усіх органів припиняються. Відмирають кореневища. *M. caerulea* у фазі сенільного вікового стану представлена поодинокими невеликими парціальними пагонами з листками ювенільного типу.

***Stellaria holostea*.** В онтогенезі *S. holostea* виявлені чотири основні вікові періоди, кожен з яких може бути поділений на кілька вікових підперіодів (рис. 7.6):

I. Латентний період. Насіння (se). Насіння овальнояйцеподібне яскравого жовтогарячого кольору, діаметром 2,5–3 мм.

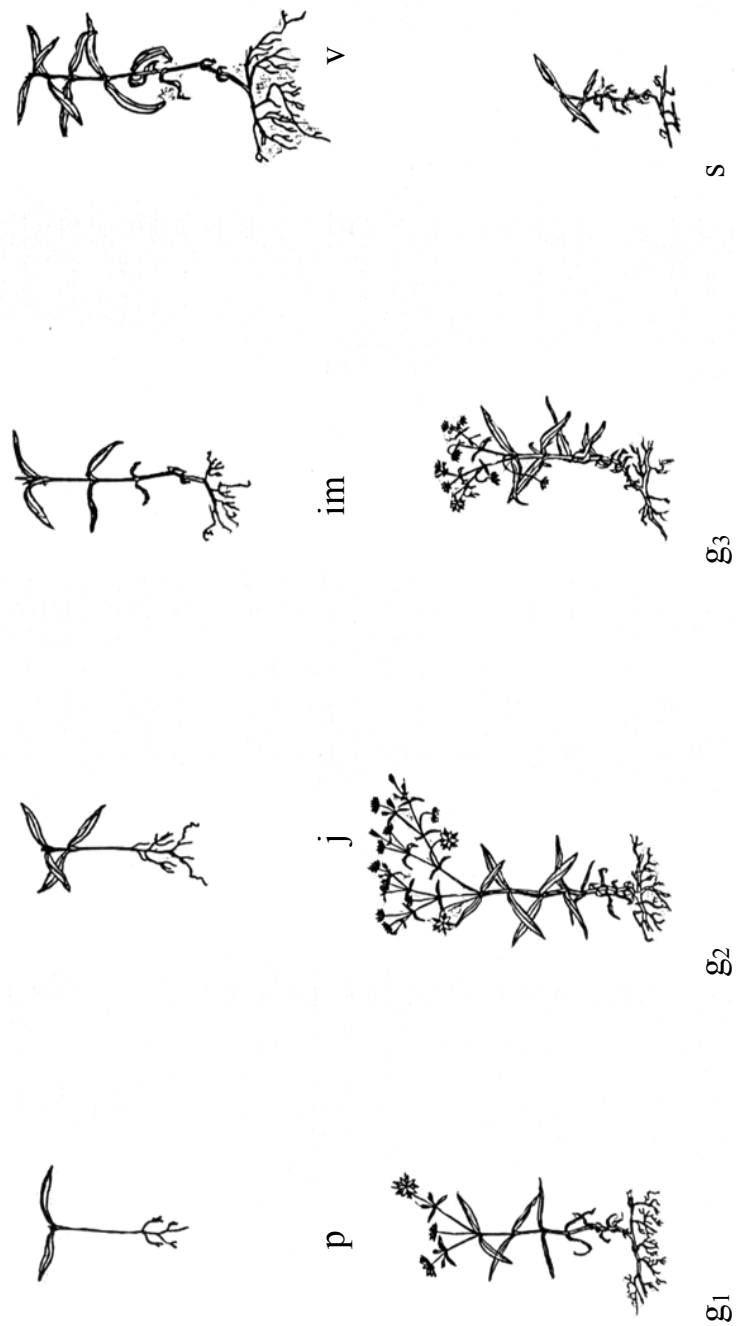


Рис. 7.6. Етапи онтогенезу *Stelaria holostea*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; s – сенільна рослина

II. Передгенеративний період. Проростки (р). Проросток *S. holostea* має дві лінійно-ланцетні сім'ядолі. Пізніше з'являються один-два справжні листки, що асимілюють. У рослин у цей період добре виражений тонкий довгастий головний корінь.

Ювенільні рослини (j). Сім'ядолі в рослин засихають, відбувається поява першої пари справжніх асимілюючих листків ланцетоподібної форми. Ріст рослини супроводжується розвитком головного кореня з добре сформованими бічними і придатковими коренями.

Іматурні рослини (im). Іматурні рослини зірочника відрізняються від рослин попередніх вікових груп розмірами листків, їх кількістю. Головну роль у формуванні кореневої системи відіграють придаткові корені.

Віргінільні рослини (v). Характерною ознакою вступу особин у цей період є поява поблизу первинної рослини бічних пагонів. Одні пагони формують ортотропні пагони із зеленими листками, а інші згинаються вниз і перетворюються на кореневища, які ростуть у товщі підстилки. Пізніше вони заглиблюються в гумусовий горизонт ґрунту. Кореневища товщиною до 1 мм. У цей період унаслідок розростання кореневищ формуються невеликі клони. Листки подовжені, лускоподібні.

III. Генеративний період. Генеративні рослини (g). Першу групу серед генеративних рослин представляють молоді генеративні особини (g_1), які знаходяться в стані першого цвітіння. У цей період активно відбувається вегетативне розмноження внаслідок формування кореневищ. Кількість листків збільшується. Другий етап (g_2) серед генеративних рослин представляють особини середньовікового генеративного стану. На цей період припадає пік цвітіння *S. holostea*. У цій фазі максимально розвинута листкова поверхня і найбільша кількість листків і пагонів. У фазі старих генеративних особин (g_3) цвітіння і плодоношення тривають, але вже починають виявлятися перші ознаки старіння рослин. Зменшується асимілювальна поверхня. Новоутворення кореневищ і придаткових коренів помітно скорочується.

IV. Післягенеративний період. Сенільні рослини (s). Для особин даного вікового стану характерна втрата здатності до цвітіння і вегетативного розмноження. Ріст і розвиток усіх органів припиняється. Кореневища починають відмирати. Рослини *S. holostea* сенільного вікового стану представлені поодинокими невеликими парціальними пагонами з листками ювенільного типу.

***Vaccinium myrtillus*.** Періодизація онтогенезу рослин чорниці вперше виконана Ю.А. Злобіним (1961), але вона була проведена тільки для парціальних кущів вегетативного походження. Для періодизації повного онтогенезу чорниці нами була розроблена схема, наведена на рис. 7.7.



Рис. 7.7. Етапи онтогенезу *Vaccinium myrtillus*: p – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; ss – субсенільна; s – сенільна рослина

I. Латентний період. Насіння (se). Плід – ягода (6–13 мм діаметром), в якому міститься значна кількість насіння (7–25 шт.), округлої форми.

II. Передгенеративний період. Проростки (p). Рослини першого року життя, які мають головний корінь.

Ювенільні рослини (j). Рослини другого року життя, пагони довші й несуть кілька справжніх листків. З'являються бічні корені.

Іматурні рослини (im). Є пагони першого і другого порядку. Формуються перші плагіотропні пагони. За Ю.А. Злобіним (1961), це віковий ступінь I. Із цього вікового стану починається онтогенез парціальних кущів, що з'являються завдяки пагонам розростання.

Віргінільні рослини (v). Є пагони другого-четвертого порядку. За Ю.А. Злобіним (1961), це віковий ступінь II. Може поділятися на v_1 із пагонами другого і третього порядків і v_2 – із пагонів до четвертого порядку. Цвітіння не зафіксовано.

III. Генеративний період. Генеративні рослини (g). Для молодих генеративних особин (g_1) характерне слабе цвітіння і плодоносіння. Вік куща 5–6 років. За Ю.А. Злобіним (1961), це віковий ступінь III. Особини середнього-генеративного вікового стану (g_2) мають пагони 5-го і більше порядків. Верхівка головного пагона злегка підсихає, утворюючи сухий «пеньок», відзначається рясним цвітінням і плодоносінням. Вік куща 7–8 років. За Ю.А. Злобіним (1961), це віковий ступінь IV. У фазі старих генеративних особин (g_3) на верхівці головного пагона є 2–3 засохлі річні прирости. В основі головного пагона формуються бічні пагони, з яких починають розвиватися кущі заміщення. Вік куща 9–13 років. За Ю.А. Злобіним (1961), тривалість повного онтогенезу *V. vitis-idaea* важко піддається визначенню, оскільки постійно, протягом життєвого циклу внаслідок вегетативного розмноження відбувається омолодження парціальних кущів.

***Vaccinium vitis-idaea*.** Періодизація онтогенезу рослин брусниці вперше була запропонована І.Г. Серебряковим і М.Б. Чернишовою (1955). Пізніше ще ряд авторів (Тимошок, 1992) брали до уваги цю проблему. Нами була запропонована схема для періодизації повного онтогенезу *V. vitis-idaea*, наведена на рис. 7.8.

I. Латентний період. Насіння (se). Плід – ягода, в якому міститься від 3 до 10 насінин.

II. Передгенеративний період. Проростки (p). Проросток *V. vitis-idaea* має дві ланцетноовальні темно-зелені сім'ядолі. Є головний корінь.

Ювенільні рослини (j). Рослини другого року життя, пагін довший і несе 2–4 справжні листки. Головний корінь звивистий, інтенсивно галузиться. Висота рослин 1–3 см.

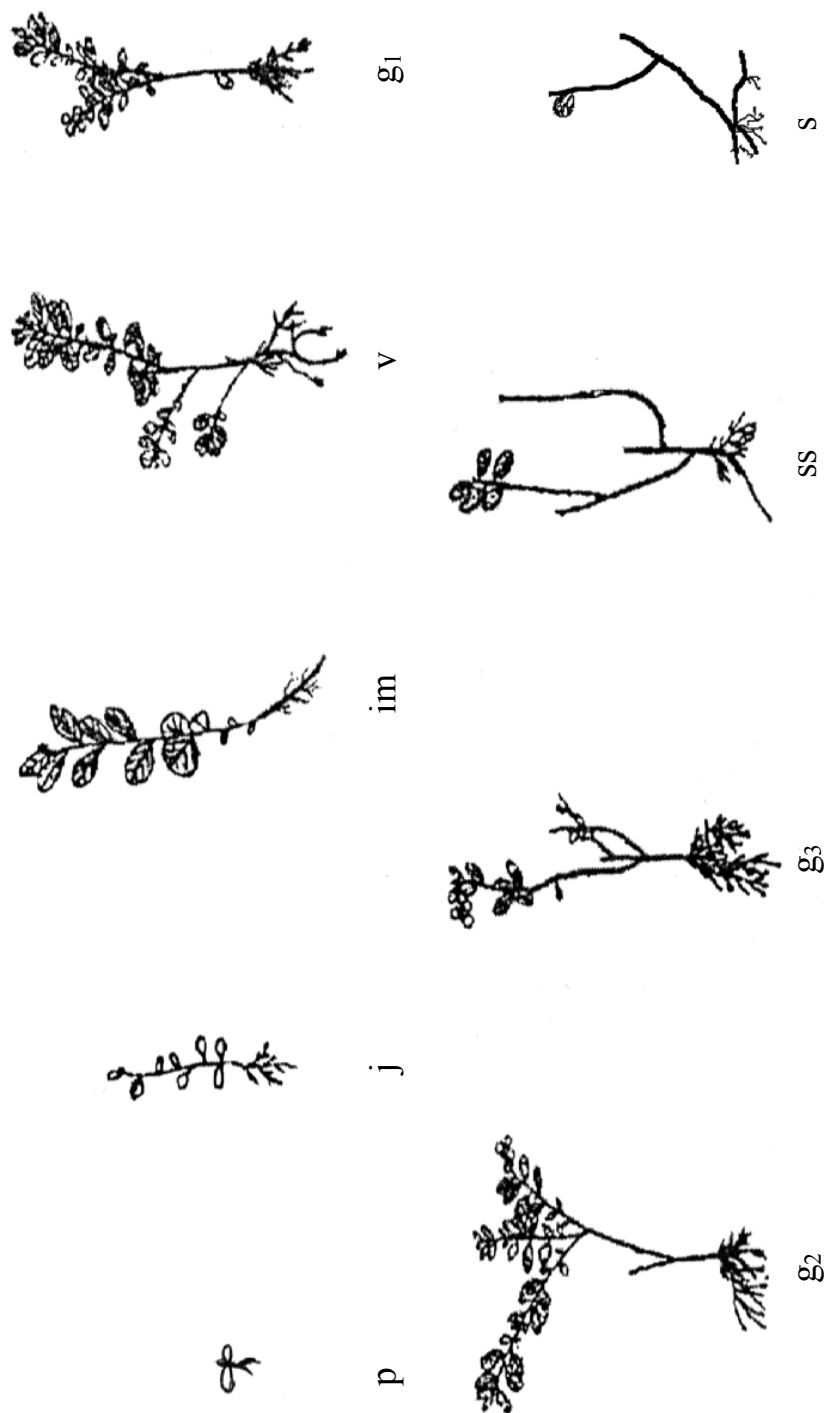


Рис. 7.8. Етапи онтогенезу *Vaccinium vitis-idaea*: р – проросток; j – ювенільна; im – іматурна; v – віргінільна; g₁ – молода генеративна; g₂ – середня генеративна; g₃ – стара генеративна; ss – субсенільна; s – сенільна рослина

Іматурні рослини (im). Іматурні рослини брусниці відрізняються від рослин попередніх вікових груп більшою висотою, розмірами листків та їх кількістю. Активно відбувається галуження кореневої системи.

Віргінільні рослини (v). Унаслідок галуження утворюються пагони 1-2-го порядку. Із підземних сплячих бруньок формуються перші горизонтально зростаючі повзучі пагони. Із цього вікового стану починається формування парціальних кущів, які з'являються завдяки пагонам розростання. Цей етап онтогенезу може поділятися на v_1 , із пагонами 2-3-го порядків і v_2 – із пагонами 4 і більше порядків. Цвітіння не зафіксовано.

III. Генеративний період. Генеративні рослини (g). Молоді генеративні особини (g_1) цвітуть уперше. Парціальні кущі, зазвичай, мало розгалужені. На середньовіковий генеративний стан (g_2) припадає пік цвітіння і плодоношення *V. vitis-idaea*, парціальні кущі розгалужені. Є пагони 2–4 і більше порядків. У фазі старих генеративних особин (g_3) цвітіння і плодоношення продовжується, але вже починають проявлятися перші ознаки старіння. Пагони 1-2-го порядків частково засихають і дерев'яніють. Є пагони 6-го порядку.

IV. Післягенеративний період. Субсенільні особини (ss). Головний кущ практично засохлий. Розвиваються лише пагони доповнення в нижніх та середніх частинах. Цвітіння і плодоношення відсутні.

Сенільні особини (s). Головний кущ цілком засихає. Листків майже немає.

7.2. Онтогенетична структура популяцій

7.2.1. Загальні підходи до вивчення онтогенетичних спектрів популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу

Уявлення про онтогенетичні (вікові) стани рослин базується на розумінні того, що в ході індивідуального життя вони зазнають змін, які відбуваються 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 (Коваленко, 2005).

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 цей 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 виявляються також у популяціях, які «випадають» з даного фітоценозу.

Також онтогенетичні спектри можуть бути повночленними, з наявністю в них представників усіх вікових станів, і неповночленними, коли особини певного вікового стану в популяції відсутні. Конкретні вікові спектри можуть відповідати базовим (характерним) або відрізнитися 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.

Для вивчення онтогенетичних спектрів восьми видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу нами в 27 типах лісових рослинних угруповань була проведена оцінка онтогенетичного стану 21 622 особин (парціальних кущів). Це достатній обсяг для статистично достовірної оцінки онтогенетичних спектрів, що дозволило встановити особливості онтогенетичної структури популяцій до моменту переведення лісів господарського користування регіону до статусу тих, що охороняються.

З метою інтегральної оцінки онтогенетичного стану популяцій досліджуваних видів використовувалися два індекси:

1. Індекс відновлювання:

$$I_{\text{віднов}} = \frac{\sum_{i=1}^{p-v} n_i}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i} \cdot 100 .$$

2. Індекс старіння популяцій

$$I_{стар} = \frac{\sum_{i=1}^{g_3-s} n_i}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i} \cdot 100 ,$$

де $p \dots s$ – вікові стани парціальних кущів у стандартних позначеннях.

Крім того, нами був розроблений і застосовувався індекс загальної віковості популяції у вигляді відношення індексу старіння до індексу відновлювання даної популяції:

$$I_{віков} = I_{стар} / I_{віднов}$$

Очевидно, що при рівності процесу старіння парціальних кущів і процесу формування нових парціальних кущів $I_{віков}$ буде дорівнювати 1,0, що відповідає популяціям, які знаходяться в середньому стані їх віковості. При значенні $I_{віков}$ більшому ніж 1,0 у популяціях переважають процеси старіння, і в перспективі вона випаде з угруповання. Навпаки, якщо $I_{віков}$ менше ніж 1,0, популяція молода. Таким чином, $I_{віков}$ виявився зручним інструментом для порівняння популяцій досліджуваних видів між собою і для узагальненої оцінки віковості.

Для порівняльної оцінки рівня генеративності особин у популяціях був застосований індекс генеративності популяції:

$$I_{генер} = \frac{\sum_{i=1}^{g_1-g_3} n_i}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i} \cdot 100 .$$

Цей індекс характеризує частку в популяції рослин, які знаходяться в генеративному стані.

7.2.2. Особливості онтогенетичної структури популяцій рослин

Aegopodium podagraria L. Вивчення онтогенетичних спектрів популяцій *A. podagraria* було здійснене протягом чотирьох вегетаційних періодів на підставі вибірки з 1776 парціальних кущів і проведене в трьох асоціаціях (табл. 7.1).

Проростки та ювенільні рослини *A. podagraria* через чітке переважання вегетативного розмноження не були зареєстровані, стан ss не виділявся, тому що парціальні кущі яглиці швидко переходять зі стану g_3 до стану s. Віргінільні особини, які довго не переходять до цвітіння і плодоношення, О.В. Смирнова (1980) пропонувала вважати генеративними.

Це не має жодних підстав, навпаки, спотворює вікові спектри. Ми такі особини розглядали як віргінільні, що мають затримку в розвитку і, можливо, у деяких випадках безпосередньо переходять в старіючі.

Таблиця 7.1. Онтогенетичний склад та індекси оцінки популяцій *Aegorodum rodagraria* в лісових асоціаціях Національного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціація	Вікова група, %									I _{віднов}	I _{стар}	I _{генер}	I _{віков}
	p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s				
I. Quercetum coryloso-aegopodiosum	–	–	12,8	14,8	21,0	24,6	14,3	–	12,6	29,1	28,4	63,3	0,98
II. Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum	–	–	23,8	33,3	16,2	10,2	7,9	–	8,4	57,0	16,5	34,5	0,29
III. Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum	–	–	26,3	22,5	16,8	20,3	10,4	–	3,6	46,2	13,3	44,9	0,29

Результати аналізу онтогенетичного стану парціальних кущів у популяціях *A. podagraria* подані в табл. 7.1 і на рис. 7.9. В усіх трьох асоціаціях популяції яглиці були неповночленними. В асоціаціях Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum і Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum вони мають лівосторонні вікові спектри з піком на передгенеративних парціальних кущах. Обидві ці популяції мали знижені індекси старіння й підвищені індекси відновлювання. Це в поєднанні з індексом віковості в 0,29 дозволяє їх розглядати як молоді, що почали своє укорінення в ці фітоценози. Відповідно до цього в названих популяціях невисокий індекс генеративності.

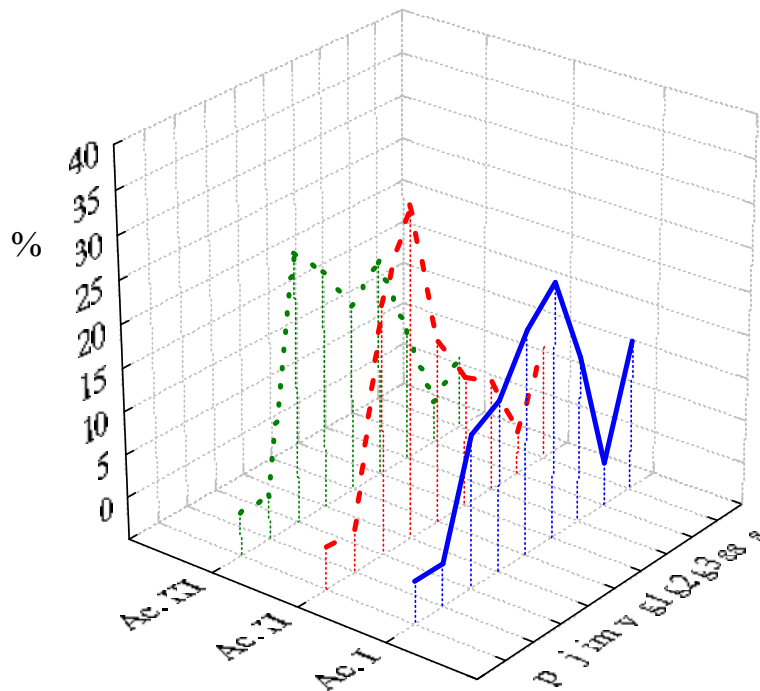


Рис. 7.9. Онтогенетичний спектр популяцій *A. podagraria* в асоціаціях: I – Quercetum coryloso-aegopodiosum; II – Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum; III – Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum

На відміну від попередніх в асоціації Quercetum coryloso-aegopodiosum онтогенетичний спектр був центрованим з піком на парціальних кущах g_2 . Значення індексу віковості в цій популяції *A. podagraria* наближається до одиниці, що дозволяє розглядати її як більш зрілу, порівняно з популяціями в асоціаціях I і III. У цій популяції найвищий для *A. podagraria* індекс генеративності, що становить 63,3%. Досить висока пластичність онтогенетичних спектрів *A. podagraria* зазначалась М.Г. Баштовим та В.М. Дубоносом (1996), 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 трьох популяціях *A. podagraria* частка старіючих особин була невеликою і перебувала в діапазоні 3,6–12,6%. Це також підтверджує, що впровадження популяцій яглиці в сосново-дубово-березові ліси відбувалося в порівняно недавній період і пов'язане з особливостями господарського використання цих лісів у період до 1999 року. Можна припустити, що в умовах заповідності популяції *A. podagraria* будуть зберігати стійкість, і згадані яглицеві лісові фітоценози зможуть довгостроково існувати в Національному природному парку «Деснянсько-Старогутський». Хоча *A. podagraria* погано росте на бідних і кислих ґрунтах (Заугольнова, 1987), умови лісових екосистем на північному сході України для неї сприятливі.

***Asarum europaeum* L.** Вивчення онтогенетичних спектрів популяцій *A. europaeum* було здійснене протягом чотирьох вегетаційних періодів на підставі вибірки з 2326 парціальних кущів і проведене в трьох асоціаціях (табл. 7.2).

Результати аналізу онтогенетичного стану парціальних кущів у популяціях *A. europaeum* наведені в табл. 7.2 і на рис. 7.10. Популяція в асоціації *Quercetum coryloso-asarosum* була повночленною, а в асоціаціях *Querceto-Pinetum asarosum* та *Pinetum coryloso-asarosum* – неповночленими з випаданням з них проростків та ювенільних рослин. Сенільні кущі були відсутні.

Популяція *A. europaeum* в асоціації II була лівосторонньою з піком чисельності на передгенеративних парціальних кущах. Це наймолодша популяція з трьох проаналізованих: у неї найвищий індекс відновлювання при найнижчому індексі старіння. Віковість популяції – 0,13. Через молодий вік популяції в неї невисокий (44,5%) індекс генеративності.

Популяція *A. europaeum* в асоціації *Quercetum coryloso-asarosum* була більш зрілою. Індекс віковості тут 0,18, віковий спектр лівосторонній з піком на парціальних кущах g_1 . Генеративність цієї популяції вища і досягає 54,9%.

Обидві ці популяції (II і I) мають високі індекси відновлювання. Є підстави вважати, що вони будуть прогресивно розвиватися в досліджуваній групі фітоценозів.

Таблиця 7.2. Онтогенетичний склад та індекси оцінки популяцій *Asarum europaeum* в лісових асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціація	Вікова група, %									I _{віднов}	I _{стар}	I _{генер}	I _{віков}
	p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s				
I. Quercetum coryloso-asarosum	0,5	1,4	15,0	25,9	30,9	18,7	5,4	–	2,1	42,9	7,6	54,9	0,18
II. Pinetum coryloso-asarosum	–	4,6	18,5	29,5	24,9	15,4	4,1	–	2,8	52,7	6,9	44,5	0,13
III. Querceto-Pinetum asarosum	–	–	7,7	9,4	18,6	23,5	25,9	–	14,9	17,1	40,8	68,0	2,39

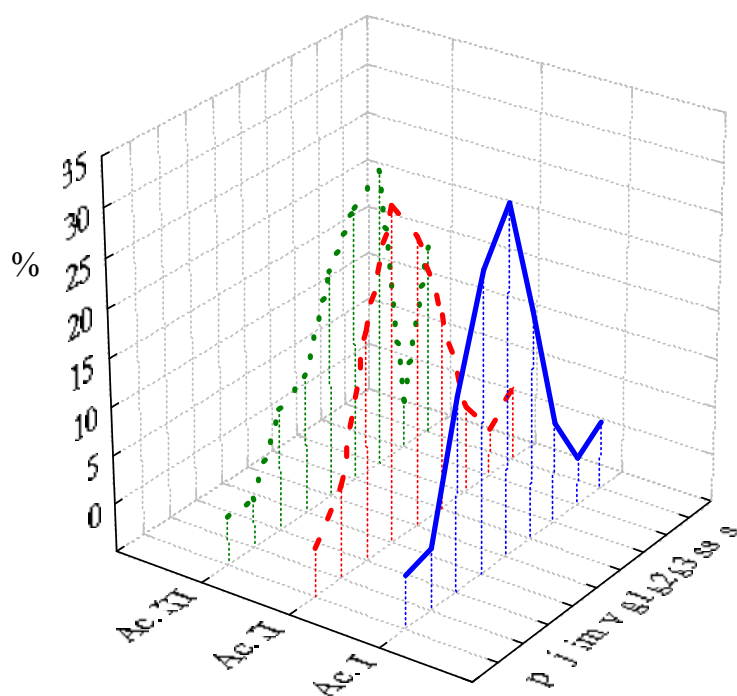


Рис. 7.10. Онтогенетичний спектр популяцій *A. europaeum* в асоціаціях: I – *Quercetum coryloso-asarosum*; II – *Pinetum coryloso-asarosum*; III – *Querceto-Pinetum asarosum*

Найстарішою є популяція з асоціації *Querceto-Pinetum asarosum*. У цій популяції віковий спектр центрований з піком на генеративних парціальних кущах, індекс віковості значно більший за одиницю і дорівнює 2,39. Природно, що в такій популяції високий індекс генеративності, який становить 68%. Це популяція *A. europaeum*, яка існує найдовше в дубово-соснових 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 відбувається і вегетативне, і насіннєве розмноження (Яблокова, 1984). 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. (1991), у березняках популяції *A. europaeum*, як правило, повночленні з переважанням у них передгенеративних і післягенеративних парціальних кущів.

***Carex pilosa* Scop.** Вивчення онтогенетических спектрів популяцій *C. pilosa* здійснене протягом чотирьох вегетаційних періодів на підставі вибірки з 2226 парціальних кущів і проведене в трьох асоціаціях (табл. 7.3).

Субсенільні парціальні кущі не були зареєстровані, а проростки жодного разу не були виявлені.

Результати аналізу онтогенетичного стану парціальних кущів у популяціях *C. pilosa* подані в табл. 7.3 і на рис. 7.11. Усі три вивчені популяції *C. pilosa* виявилися неповночленими: у них були відсутні проростки і часто ювенільні рослини.

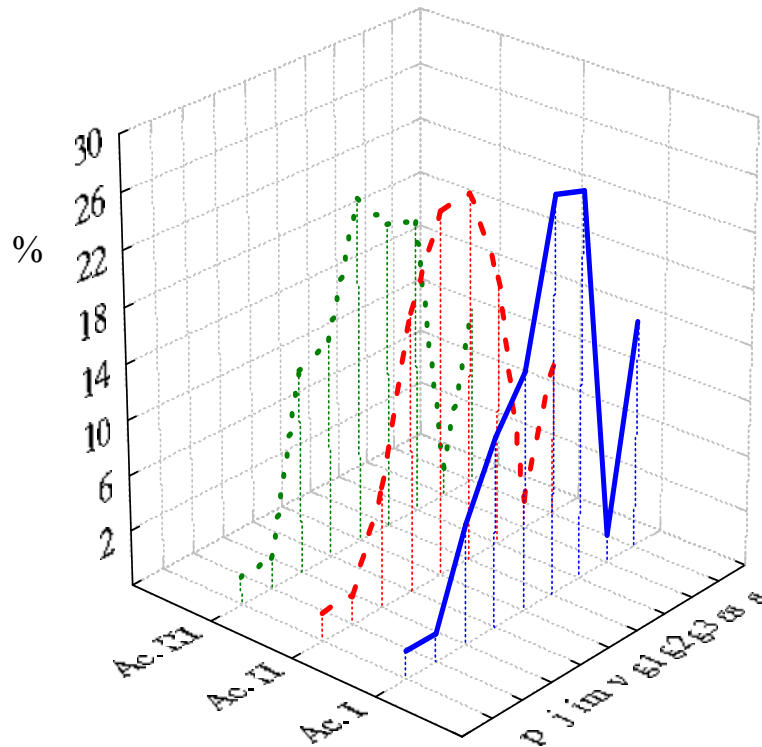


Рис. 7.11. Онтогенетичний спектр популяцій *C. pilosa* в асоціаціях: I – Querceto-Pinetum caricosum (pilosae); II – Quercetum coryloso-caricosum (pilosae); III – Betuleto-Quercetum coryloso-caricosum (pilosae)

Загальною особливістю онтогенетичних спектрів *Carex pilosa* в усіх трьох випадках виявилася їх центрованість. Пік чисельності парціальних кущів припадає на віковий стан g_2 . Це нормальні популяції. Для всіх трьох популяцій характерна висока віковість. Індекс віковості більший за одиницю і лежить в діапазоні від 1,08 до 2,19.

На відміну від широколистяних лісів центральної Росії, де за О.В. Смирновою (1967), 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 популяції становить не менше ніж 60%. Серед вивчених популяцій ця частка мало відрізняється.

Таблиця 7.3. Онтогенетичний склад та індекси оцінки популяцій *Carex pilosa* в лісових асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціація	Вікова група, %									I _{віднов}	I _{стар}	I _{генер}	I _{віков}
	p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s				
I. Querceto-Pinetum caricosum (pilosae)	–	–	6,6	11,6	15,1	26,4	25,7	–	14,5	18,3	40,2	67,4	2,19
II. Quercetum coryloso-caricosum (pilosae)	–	–	6,7	18,0	24,1	24,4	17,5	–	9,2	24,8	26,7	66,0	1,08
III. Betuleto-Quercetum coryloso-caricosum (pilosae)	–	0,2	12,7	13,8	22,9	20,1	19,3	–	10,9	26,7	30,2	62,4	1,13

Використовуючи індекс віковості популяцій *C. pilosa*, їх можна ранжувати за зростанням віковості в такий спосіб: асоціація II – асоціація III – асоціація I. Наймолодші популяції осоки в лісах *Quercetum coryloso-asarosum*, а найстаріші – у лісах *Querceto-Pinetum caricosum*. В усіх вивчених лісах стан популяцій *C. pilosa* можна вважати стійким. Розмножується осока в цих лісах в основному вегетативно.

***Calluna vulgaris* (L.) Hull.** Вивчення онтогенетичних спектрів популяцій було здійснене протягом чотирьох вегетаційних періодів на підставі вибірки з 393 парціальних кущі і проведене в трьох асоціаціях (табл. 7.4).

Субсенільні парціальні кущі не були зареєстровані. Проростки *C. vulgaris* на обстеженій території не були жодного разу зареєстровані.

Результати аналізу онтогенетического стану парціальних кущів у популяціях *C. vulgaris* подані в табл. 7.4 і на рис. 7.12. Популяції *C. vulgaris* були однаково неповночленими, але відрізнялися за характером вікових спектрів.

Наймолодшою (індекс віковості популяції дорівнював лише 0,09), була популяція *C. vulgaris* в асоціації *Pinetum callunoso-hylocomiosum*. Верес, очевидно, тільки починав заселяти цей фітоценоз. Пік чисельності парціальних кущів припадав на передгенеративні рослини. Онтогенетичний спектр тому був лівостороннім. Цій популяції вересу був властивий високий індекс відновлювання (48,7%) за дуже низького значення індексу старіння (4,3%).

Дві популяції *C. vulgaris* з асоціацій I і III виявилися дуже подібними між собою. Їхні онтогенетичні спектри були центрованими і з найбільшою чисельністю особин вікових станів g_2 і g_3 . Індекс їх віковості становив 1,61 і 1,72 відповідно.

Цікаво, що в усіх трьох популяціях індекс генеративності був високим, знаходячись на рівні 50–70%, але за винятком молоді популяції з асоціації II. 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 (Kayll, 1965), тому генеративне розмноження й приживлюваність проростків для популяцій вересу дуже важливі.

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 (Grubb, 1992).

Таблиця 7.4. Онтогенетичний склад та індекси оцінки популяції *Calluna vulgaris* у лісових асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціація	Вікова група, %									I _{віднов}	I _{стар}	I _{генер}	I _{віков}
	p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s				
I. Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum	–	–	6,1	17,3	17,3	21,4	22,4	–	15,3	23,5	37,8	61,2	1,61
II. Pinetum callunoso- hylocomiosum	–	2,6	17,1	29,1	21,4	25,6	3,4	–	0,9	48,7	4,3	50,4	0,09
III. Querceto-Pinetum callunoso- hylocomiosum	–	–	6,7	13,5	15,7	29,2	24,7	–	10,1	20,2	34,8	69,7	1,72

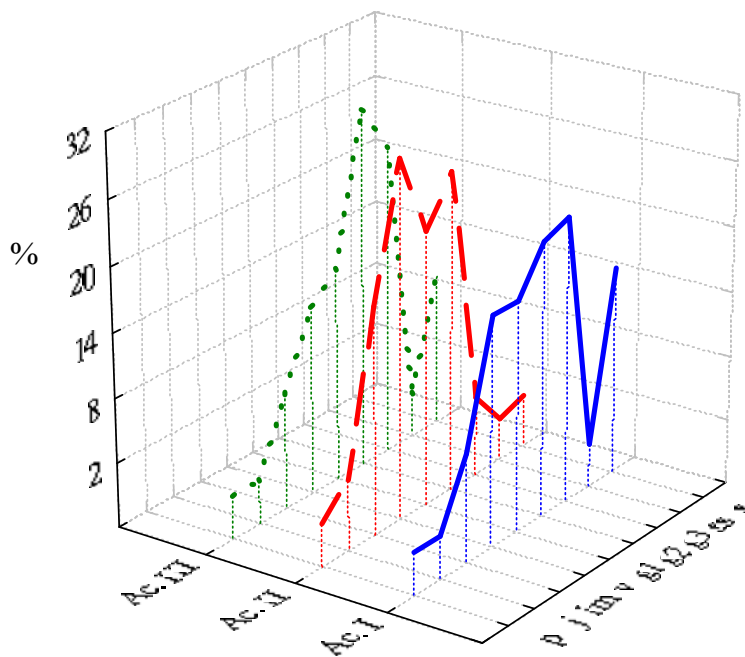


Рис. 7.12. Онтогенетичний спектр популяцій *C. vulgaris* в асоціаціях: I – Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum; II – Pinetum callunoso-hylocomiosum; III – Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum

***Molinia caerulea* (L.) Moench.** Онтогенетичні спектри популяцій *M. caerulea* вивчали протягом чотирьох вегетаційних періодів на підставі вибірки в 563 парціальних кущів з трьох асоціацій (табл. 7.5).

Субсенільні парціальні кущі не були зареєстровані. Проростки і ювенільні рослини *M. caerulea* на обстеженій території теж не були виявлені.

Результати аналізу онтогенетичного стану парціальних кущів у популяціях *M. caerulea* подані в табл. 7.5 і на рис. 7.13. При певних розходженнях між популяціями *M. caerulea* всі вони виявилися центрованими з піком віковості парціальних кущів, який припадає на віковий стан g_2 .

У порядку зростання віковості популяцій *M. caerulea* вони ранжовані в ряд: асоціація III – асоціація I – асоціація II. Наймолодшою з них була популяція з асоціації Betuleto-Pinetum moliniosum. Індекс віковості для неї дорівнював 0,56. Вона відрізнялася дещо зниженим у порівняно з двома іншими популяціями молінії індексом генеративності. У популяціях з асоціацій Pinetum myrtilloso-moliniosum і Querceto-Pinetum franguloso-molinioso-hylocomiosum віковість була вищою за одиницю (1,19 і 1,33 відповідно), індекс генеративності становив 76–80%.

Подібність за онтогенетичною структурою популяцій *M. caerulea* з трьох різних асоціацій у поєднанні з високим потенціалом розмноження свідчить про стійкість молінії в цих фітоценозах.

Таблиця 7.5. Онтогенетичний склад та індекси оцінки популяцій *Molinia caerulea* в лісових асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціація	Вікова група, %									I _{віднов}	I _{стар}	I _{генер}	I _{віков}
	p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s				
I. Pinetum myrtilloso-moliniosum	–	–	5,5	15,1	23,1	31,7	21,6	–	3,0	20,6	24,6	76,4	1,19
II. Querceto-Pinetum franguloso-molinioso-hylocomiosum	–	–	2,4	15,9	21,9	35,4	23,2	–	1,2	18,3	24,4	80,5	1,33
III. Betuleto-Pinetum moliniosum	–	–	9,5	15,5	26,0	35,0	12,0	–	2,0	25,0	14,0	73,0	0,56

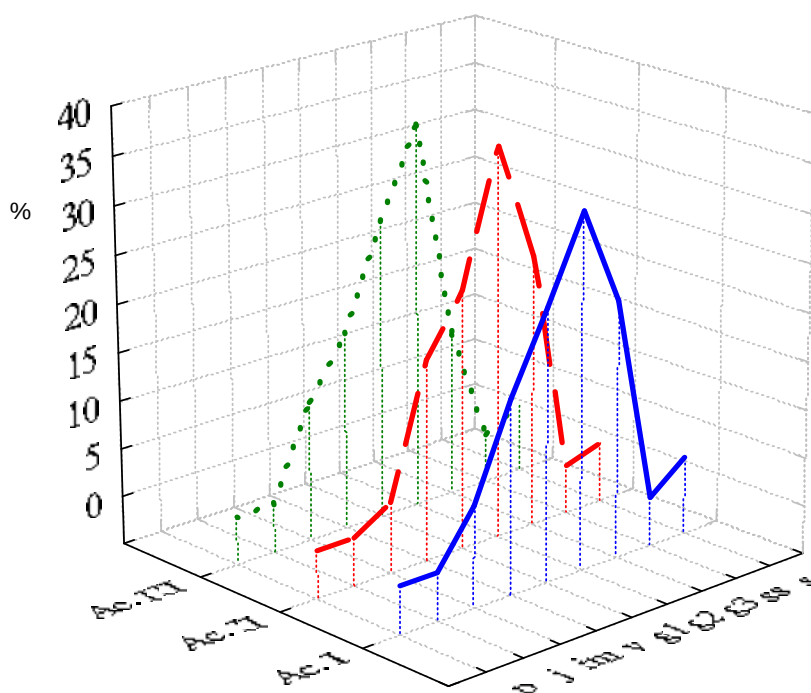


Рис. 7.13. Онтогенетичний спектр популяцій *M. caerulea* в асоціаціях: I – Pinetum myrtilloso-moliniosum; II – Querceto-Pinetum franguloso-molinioso-hylocomiosum; III – Betuleto-Pinetum moliniosum

***Stellaria holostea* L.** Протягом чотирьох вегетаційних періодів вивчали онтогенетичні спектри популяцій *S. holostea* на підставі вибірки у 2410 парціальних кущів у трьох асоціаціях (табл. 7.6).

Субсенільні парціальні кущі не виділялися. Проростки і ювенільні рослини *S. holostea* на обстеженій території не виявлені.

Результати аналізу онтогенетичного стану парціальних кущів у популяціях *S. holostea* подані в табл. 7.6 і на рис. 7.14. Було встановлено, що дві з розглянутих популяцій (в асоціаціях Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum і Querceto-Pinetum stellariosum) є молодими: їхні індекси віковості становлять 0,72 і 0,31. Третя популяція з асоціації Quercetum coryloso-caricoso-stellariosum – стара з індексом віковості 3,65.

В обох молодих популяціях онтогенетичні спектри центровані з піком у наймолодшій в асоціації III на передгенеративних вікових станах, а в дещо більш зрілої – на віковому стані g_2 . Частка сенільних рослин у цих популяціях низька, знаходиться на рівні 5–6%.

У старій популяції з асоціації II віковий спектр також мономодальний, центруваний з піком на віковому стані g_3 . Частка сенільних рослин у цій популяції приблизно в три рази більша, ніж у молодих. Індекс генеративності популяцій зірочника дорівнює від 48 до 66%.

Таблиця 7.6. Онтогенетичний склад та індекси оцінки популяцій *Stellaria holostea* в лісових асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціація	Вікова група, %									I _{Віднов}	I _{Стар}	I _{Генер}	I _{Віков}
	p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s				
I. Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum	–	–	13,5	14,8	23,3	27,8	13,8	–	6,6	28,4	20,5	64,9	0,72
II. Quercetum coryloso-caricoso (pilosae)-stellariosum	–	–	5,8	8,2	13,7	21,2	31,6	–	19,4	14,0	51,1	66,5	3,65
III. Querceto-Pinetum stellariosum	–	–	23,3	23,5	22,7	16,1	9,6	–	4,7	46,8	14,4	48,4	0,31

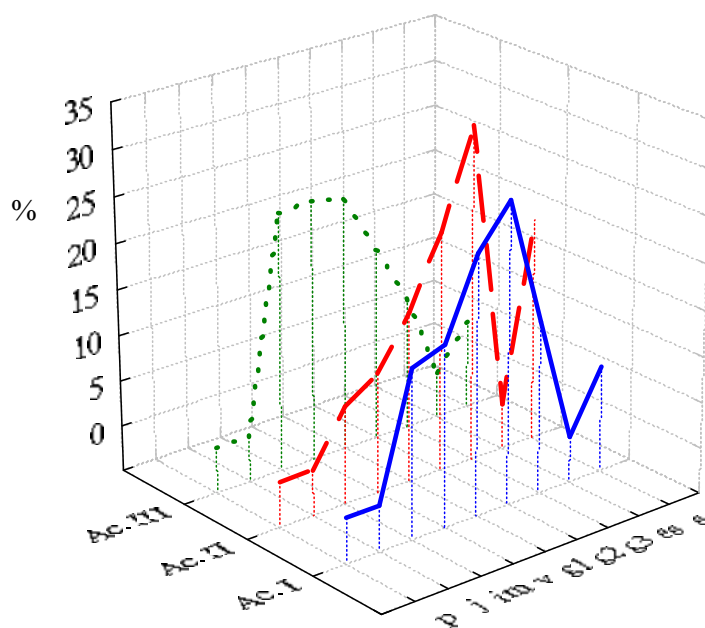


Рис. 7.14. Онтогенетичний спектр популяцій *S. holostea* в асоціаціях: I – Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum; II – Quercetum coryloso-caricoso (pilosae)-stellariosum; III – Querceto-Pinetum stellariosum

***Vaccinium myrtillus* L.** Онтогенетичні спектри популяцій *V. myrtillus* вивчали протягом чотирьох вегетаційних періодів на підставі вибірки з 7173 парціальних кущів у п'яти асоціаціях (табл. 7.7).

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 в *V. myrtillus* ґрунтового банку насіння (Welch, 2000). Та й збережені життєздатні насінини чорниці не проростають у темряві, вимагаючи до того ж тривалої холодної стратифікації (Мазная, 1999). У разі теплої зими з холодною весною значно знижується плодоносіння *V. myrtillus* (Selas, 2000).

Результати аналізу онтогенетичного стану парціальних кущів у популяціях *V. myrtillus* наведені в табл. 7.7 і на рис. 7.15. У різних фітоценозах віковий спектр популяцій чорниці неоднаковий. Для асоціацій II – Pinetum molinioso-myrtillosum, V – Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum і IV – Betuletum molini-oso-myrtillosum були властиві популяції *V. myrtillus* з низькими значеннями індексу віковості в 0,51, 0,53 і 0,57. Перша і друга з цих популяцій мали онтогенетичні спектри мономодальні, лівосторонні з піком на віргінільних особинах, тоді як третя була бімодальною з двома піками: один на віргінільних парціальних кущах, другий – на кущах вікового стану g_2 . В усіх цих трьох молодих популяціях були зареєстровані ювенільні парціальні кущі в кількості 5–6%.

Таблиця 7.7. Онтогенетичний склад та індекси оцінки популяції *Vaccinium myrtillus* в лісових асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціація	Вікова група, %									I _{віднов}	I _{стар}	I _{генер}	I _{віков}
	p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s				
I. Pinetum myrtilloso-hylocomiosum	–	–	5,4	24,8	10,2	15,9	15,6	23,7	4,4	30,2	43,8	41,7	1,45
II. Pinetum molinioso-myrtillosum	–	6,7	16,7	20,2	17,5	16,7	13,2	–	9,1	43,6	22,3	47,4	0,51
III. Querceto-Pinetum myrtillosum	–	6,6	13,1	10,1	15,6	17,6	20,7	16,3	–	29,7	37,1	53,9	1,25
IV. Betuletum molinio-myrtillosum	–	6,3	12,6	20,1	18,9	20,1	15,5	6,6	–	38,9	22,0	54,4	0,57
V. Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum	–	5,1	13,0	21,5	19,8	19,6	12,8	8,1	–	39,6	20,9	52,3	0,53

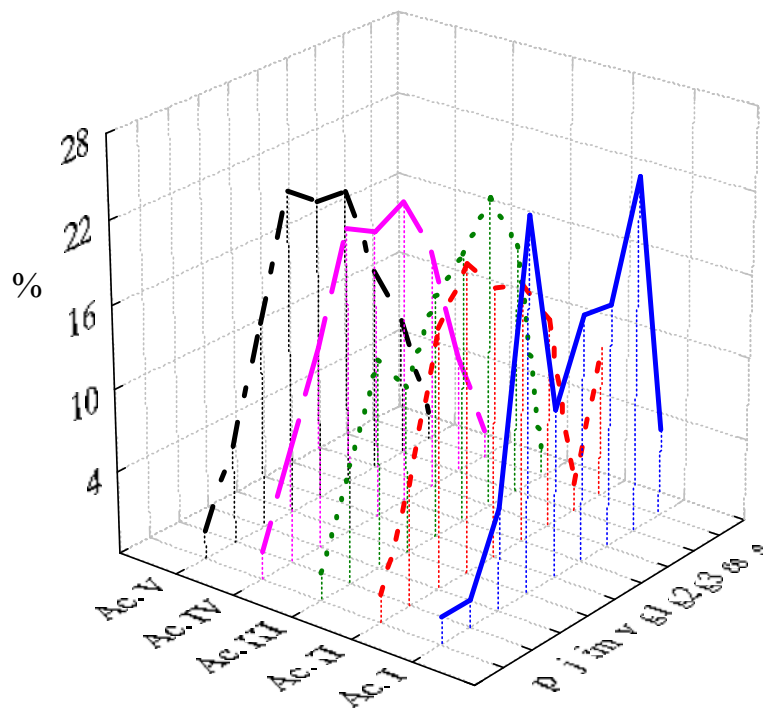


Рис. 7.15. Онтогенетичний спектр популяцій *V. myrtillus* в асоціаціях: I – Pinetum myrtilloso-hylocomiosum; II – Pinetum molinioso-myrtillosum; III – Querceto-Pinetum myrtillosum; IV – Betuletum molinioso-myrtillosum; V – Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum

Дві популяції чорниці з асоціацій I – Pinetum myrtilloso-hylocomiosum і III – Querceto-Pinetum myrtillosum виявилися досить старими. Їхній індекс віковості дорівнював 1,45 і 1,25 відповідно. В обох цих популяціях значення індексу старіння було вищим, ніж значення індексу відновлювання популяції.

Найвищий індекс відновлювання був зареєстрований у популяції *V. myrtillus* в асоціації Pinetum molinioso-myrtillosum, що відповідає твердженню Б. Мошинської (Moszynska, 1985) про те, що екологічний оптимум чорниці лежить у лісах із молінією

Плодоносять парціальні кущі 4–7-го літнього віку. Усі п'ять популяцій *V. myrtillus* при різній їх віковості мали подібні індекси генеративності, які знаходяться на рівні 41–54%. 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.

У разі антропогенних навантажень на ліс у популяціях *V. myrtillus* знижується кількість генеративних парціальних кущів у два рази і кущі стають дрібнішими (Астрологова, 1989). 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 (Слободян, 1984). У південно-тайгових лісах близько 50% парціальних кущів у популяціях чорниці знаходяться в передгенеративному стані. Під впливом випасання онтогенетичний склад популяцій чорниці змінюється (Царик, 1984). 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 (Деева, 1990). З цих зіставлень бачимо, що популяції чорниці в лісових екосистемах мають певну специфіку.

***Vaccinium vitis-idaea* L.** Онтогенетичні спектри популяцій *V. vitis-idaea* вивчали протягом чотирьох вегетаційних періодів на підставі вибірки з 4755 парціальних кущів у чотирьох асоціаціях (табл. 7.8).

Сенільні парціальні кущі не були виявлені. Проростки та ювенільні рослини *V. vitis-idaea* на обстеженій території не зареєстровані. Результати аналізу онтогенетичного стану парціальних кущів у популяціях *V. vitis-idaea* подані в табл. 7.8 і на рис. 7.16.

Усі чотири популяції брусниці є неповночленними, мономодальними, але піки вікових спектрів знаходилися в різній зоні через неоднаковий вік популяцій *V. vitis-idaea*. У порядку зростання віковості популяцій вони утворювали ряд: асоціація III – асоціація II – асоціація I – асоціація IV.

Для найбільш низьковікової з цих популяцій в асоціації III – *Querceto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum* ($I_{\text{віков}}$ дорівнює 0,20) був характерний лівосторонній віковий спектр із піком на віргінільних парціальних кущах. У популяціях з асоціацій I і II онтогенетичний спектр був центрований з піком на молодих генеративних парціальних кущах, а найстарішої популяції з асоціації IV – *Pinetum vaccinoso-hylocomiosum* ($I_{\text{віков}}$ дорівнює 2,41) 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 (Бурдюнене, 1987).

З онтогенетичним складом популяцій *V. vitis-idaea* був пов'язаний індекс генеративності: він був найнижчим у наймолодшій популяції і підвищувався зі збільшенням віковості. Зазвичай із сосняками-брусничниками пов'язаний оптимум плодоношення брусниці (Козюк, 1999), що відображає підвищену частку генеративних особин у популяції *V. vitis-idaea*.

Таблиця 7.8. Онтогенетичний склад та індекси оцінки популяції *Vaccinium vitis-idaea* в лісових асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціація	Вікова група, %									I _{віднов}	I _{стар}	I _{генер}	I _{віков}
	p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s				
1. Pinetum vaccinioso-myrtillosum	–	–	14,0	20,1	22,2	14,8	19,9	8,2	–	34,9	28,1	56,9	0,81
2. Betuleto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum	–	–	9,3	20,1	30,4	30,3	7,8	1,9	–	29,4	9,9	68,7	0,34
3. Querceto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum	–	–	23,0	26,9	20,9	19,2	9,9	0,1	–	49,9	10,0	49,9	0,20
4. Pinetum vaccinioso-hylocomiosum	–	–	5,8	10,5	18,2	26,2	20,2	19,2	–	16,3	39,3	64,5	2,41

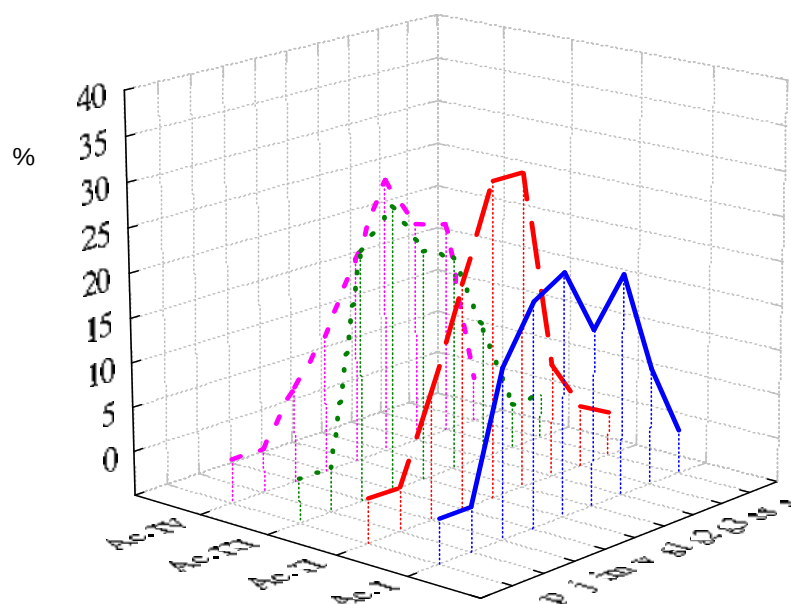


Рис. 7.16. Онтогенетичний спектр популяцій *V. vitis-idaea* в асоціаціях: I – Pinetum vaccinioso-myrtillosum; II – Betuleto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum; III – Querceto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum; IV – Pinetum vaccinioso-hylocomiosum

У цілому, онтогенетичний склад популяцій *V. vitis-idaea* змінювався залежно від типу лісу. Хоча в клімаксових угрупованнях, як зазначалося в дослідженнях у південній Карелії (Пааль, 1989), онтогенетичний склад популяцій у різних місцезростаннях стабільний при середнього віку парціальних кущів 2,2–2,9 року.

Для порівняння в основних типах лісу південної тайги, за даними Н.Ю. Чиркової і Т.Л. Єгошиної (2007), у брусниці базовий онтогенетичний спектр неповночленний, двовершинний, у якому максимумами припадають на віргінільні і субсенільні особини (рис. 7.17). Для всіх ценопопуляцій основним способом самопідтримки є вегетативна самопідтримка. Більшість досліджених ценопопуляцій можна було класифікувати як молоді, лише деякі характеризуються як перехідні. Для цих ценопопуляцій був характерний найвищий індекс старіння.

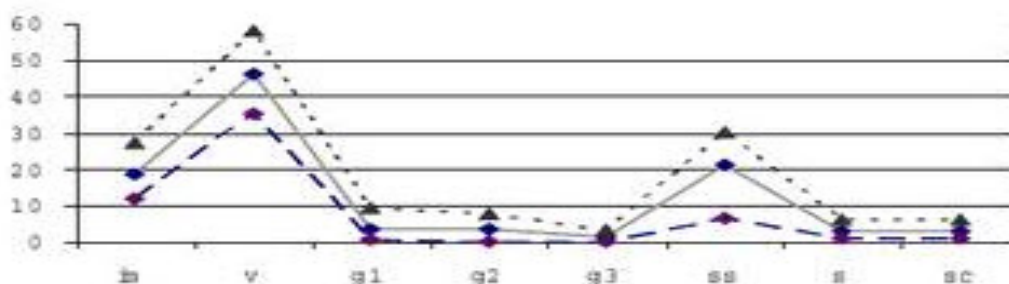


Рис. 7.17. Базовий онтогенетичний спектр *Vaccinium vitis-idaea* L. у Кіровській області (за Чирковою та Єгошиною, 2007)

7.2.3. Загальні закономірності вікової структури популяцій клоноутворювальних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових екосистемах

У цілому, у віковому складі популяцій клоноутворювальних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових екосистемах північного сходу України не було виявлено різко виявлених розходжень. Як бачимо з табл. 7.9, у якій наводяться зведені дані про структуру популяцій восьми досліджуваних видів рослин у 27 лісових асоціаціях, усі 100% популяцій виявилися нормальними, якщо враховувати, що відсутність проростків і ювенільних особин у рослин з виявленим 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 один раз у *A. europaeum*.

Певна однорідність популяцій у цьому плані визначається самою природою онтогенетичних спектрів. Це визнавалося й представниками московської демографічної школи. Л.Б. Заугольнова (1987) 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 (1984). 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 (Вахрушева, 1988; Жиляев, 1987; Кияк, 1985; Коржинский, 1987; Малиновський, 1991; Каплан, 1998). Стабільність онтогенетичного спектру – кращий показник адаптованості популяції до даних умов зростання (Климишин, 1983).

Серед вивчених нами 27 популяцій у лісових екосистемах абсолютно переважають мономодальні з одним піком чисельності. Виняток становлять тільки дві популяції *V. myrtillus*. Переважна більшість популяцій клоноутворювальних 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 37%.

Таблиця 7.9. Порівняльна характеристика ознак популяцій клоноутворювальних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в лісах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Ознака популяції	<i>A. podagraria</i>	<i>A. europaeum</i>	<i>C. pilosa</i>	<i>C. vulgaris</i>	<i>M. caerulea</i>	<i>S. holostea</i>	<i>V. myrtillus</i>	<i>V. vitis-idaea</i>
Інвазійна								
Нормальна	+++	+++	+++	+++	++	++	+++	+++
Регресивна								
Повночленна	+++	+	+++	+++	++	++	+++	+++
Неповночленна	+++	++	+++	+++	++	++	+++	+++
Унімодальна	+++	+++	+++	+++	++	++	++	+++
Бімодальна							++	+++
Лівостороння	+	+	++	+		+	++	++
Центрована	+	+	++	+	++	++	++	+
Правостороння								
Молода	+	++	++	+	+	+	++	++
Середньовікова	+	+	++	+	++	+	++	++
Старіюча	+	+	+	+	++	+	++	+

Проте правосторонні популяції, з переважанням субсенільних і сенільних рослин, у Національному природному парку «Деснянсько-Старогутський» взагалі не були зареєстровані. Це важлива особливість усіх досліджуваних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу.

Із загальної кількості популяцій молодими, з індексом віковості меншим ніж одиниця, виявилось 52%, середньовіковими – 11% і старіючими, з індексом віковості істотно більшим за одиницю, – 37%. Отже, у сукцесійному плані вивчені популяції знаходяться здебільшого на перших сукцесійних фазах лісового рослинного покриву, що скоріше за все пов'язане з активним господарським використанням досліджуваних лісів до введення в них режиму охорони.

Оскільки в нашому розпорядженні є досить репрезентативний матеріал (8 видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу у 27 лісових асоціаціях за загального обсягу вибірки в 21 622 парціальні куці), виявилось можливим встановити залежність віковості популяцій (яку ми визначали за величиною індексу віковості) від зімкнутості деревостану і календарного віку лісоутворювальної деревної породи. Зімкнутість деревостану визначалася загальноприйнятим методом, а його вік – за лісотаксаційними описами. З'ясовано (рис. 7.18), що віковість популяцій клоноутворювальних лісових трав і чагарників статистично достовірно залежить від поєднання цих двох факторів. Старіючі популяції (з індексом віковості 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.

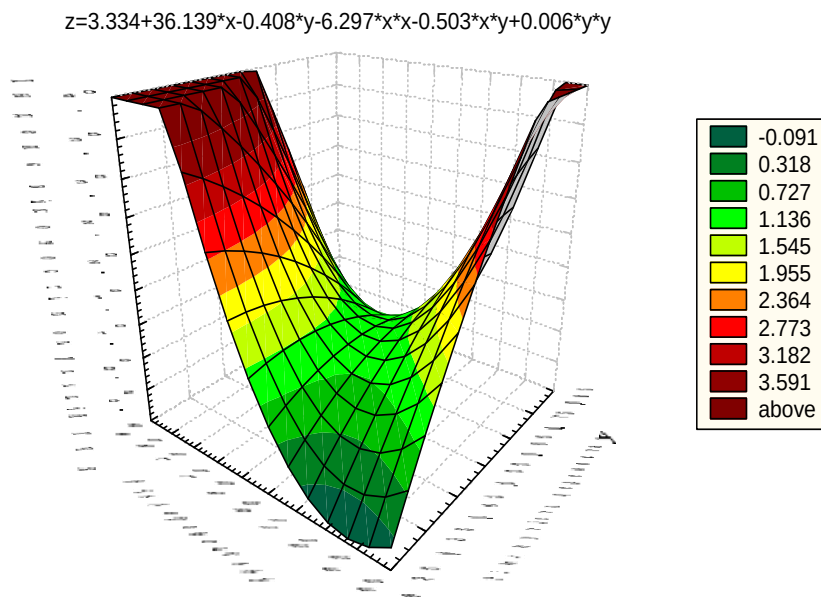


Рис. 7.18. Залежність індексу віковості популяцій клоноутворювальних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу від віку та зімкнутості деревостану

7.3. Віталітетна структура популяцій

7.3.1. Загальні підходи до віталітетного аналізу

Теоретичні основи й алгоритм віталітетного аналізу були сформульовані Ю.А. Злобіним (1989). 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 оцінку її життєвого стану. Віталітетна структура популяції є її важливою характеристикою. Останніми десятиліттями віталітетний аналіз дедалі ширше застосовується в популяційних дослідженнях і виявляється високо інформативним щодо стану популяцій рослин (Бариева, 1999; Кучер, 2000; Мазанина, 2001; Семкин, 1995).

Г.Г. Жилияєв та І.В. Царик (1989) 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 одну з одною.

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 розрізняють 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 ($Q = \frac{1}{2} (a + b)$), величина якого перебуває в діапазоні від 0 до 0,5.

Для встановлення віталітетної структури популяцій існують формалізований алгоритм і спеціальна комп'ютерна програма, що дозволяють поетапно виходити на повний віталітетний аналіз. У наших дослідженнях віталітетний аналіз здійснювався за повною схемою, реалізація якої подана нижче на прикладі трьох популяцій *A. podagraria* із трьох різних асоціацій.

У період польових досліджень для віталітетного аналізу була зроблена рандомізована вибірка особин (парціальних кущів *A. podagraria*) загальним обсягом 130 шт., відповідно, в асоціаціях: I. *Quercetum coryloso-aegopodiosum* – 41 особина, II. *Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum* – 45 особин, III. *Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum* – 44 особини.

У кожної особини *A. podagraria* враховувалося по 12 морфоструктурних параметрів: надземна фітомаса (W), висота (H), розмір листової поверхні (A), фітомаса листків (WL), фітомаса плодів (WFR), кількість плодів (NFR), а також шість алометричних параметрів: $RE1$, $RE2$, LAR , SLA , LWR , 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, загальна 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 асоціаціях на північному сході України. Для аналізу морфогенетичної структури особин досліджуваних рослин використовувалося не менше 11–12 морфометричних ознак. Усього у віталітетний аналіз було включено 1160 особин рослин.

7.3.2. Особливості віталітетної структури популяцій видів рослин

Aegopodium podagraria L. Як зазначалося вище, для аналізу віталітетної структури популяцій *A. podagraria* була використана вибірка зі 130 парціальних кущів. Як ключові параметри віталітету були використані: загальна фітомаса особини, розмір листової поверхні і репродуктивне зусилля. У табл. 7.10 наведені результати аналізу віталітетної структури популяцій *A. podagraria*, а на рис. 7.19 – віталітетні спектри. Статистична достовірність отриманих даних досить висока і становить не менше 70–90%.

Таблиця 7.10. Віталітетна структура популяцій *Aegopodium podagraria* у досліджених асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціація	Частка особин за класами віталітету			Індекс якості Q	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності, %
	A	B	C			
I. Quercetum coryloso-aegopodoisum	0,125	0,275	0,60	0,200	Рівноважна	70
II. Querceto-Pinetum coryloso-aegopodoisum	0,455	0,364	0,182	0,409	Процвітаюча	80
III. Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodoisum	0,047	0,139	0,814	0,093	Депресивна	90

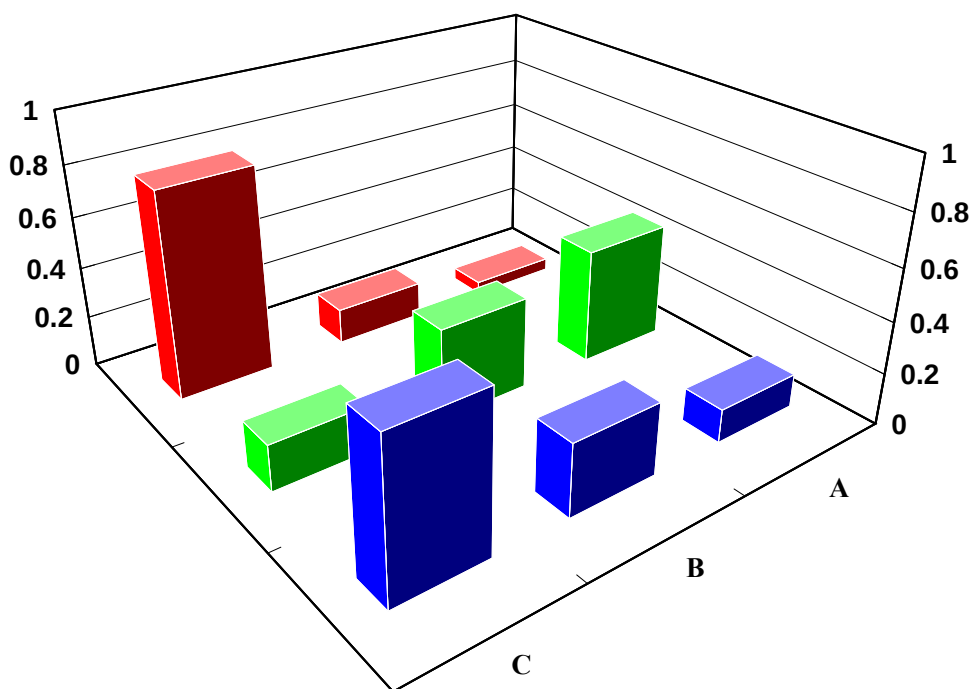


Рис. 7.19. Віталітетні спектри популяцій *A. podagraria* в асоціаціях: I – *Quercetum coryloso-aegopodiosum*; II – *Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum*; III – *Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum*

Популяція *A. podagraria* з *Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum* виявилася за віталітетною структурою процвітаючою з індексом якості Q, що дорівнює 0,409, з *Quercetum coryloso-aegopodiosum* – рівноважною з індексом якості Q, що дорівнює 0,200, а з *Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum* – депресивною за Q, рівного 0,093. Відповідно, у цьому ряді популяцій зменшувалася частка особин вищого класу А та збільшувалася частка особин нижчого класу С.

***Asarum europaeum* L.** Аналіз віталітетної структури популяцій *A. europaeum* здійснено на основі вибірки 187 парціальних кущів, зокрема в асоціаціях: I. *Quercetum coryloso-asarosum* – 66 особин, II. *Pinetum coryloso-asarosum* – 61 особина, III. *Querceto-Pinetum asarosum* – 60 особин.

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. 7.11, віталітетні спектри її популяцій – на рис. 7.20. Виявилося, що з трьох вивчених популяцій *A. europaeum* одна з асоціації *Quercetum coryloso-asarosum* була процвітаючою з коефіцієнтом якості Q, що дорівнює 0,346, а дві інші – рівноважними зі значеннями Q, що дорівнюють 0,207 і 0,292 відповідно. Статистична ймовірність отриманих оцінок лежала в діапазоні від 50 до 99,5%.

Слід зазначити, що популяція *A. europaeum* нижчого віталітету з асоціації Querceto-Pinetum asarosum є найстарішою щодо онтогенетичного складу і найвищого індексу генеративності 68%.

Таблиця 7.11. Віталітетна структура популяцій *Asarum europaeum* у досліджених асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціація	Частка особин за класами віталітету			Індекс якості Q	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності, %
	A	B	C			
I. Quercetum coryloso-asarosum	0,308	0,385	0,308	0,346	Процвітаюча	50,0
II. Pinetum coryloso-asarosum	0,383	0,200	0,417	0,292	Рівноважна	99,5
III. Querceto-Pinetum asarosum	0,241	0,172	0,586	0,207	Рівноважна	70,0

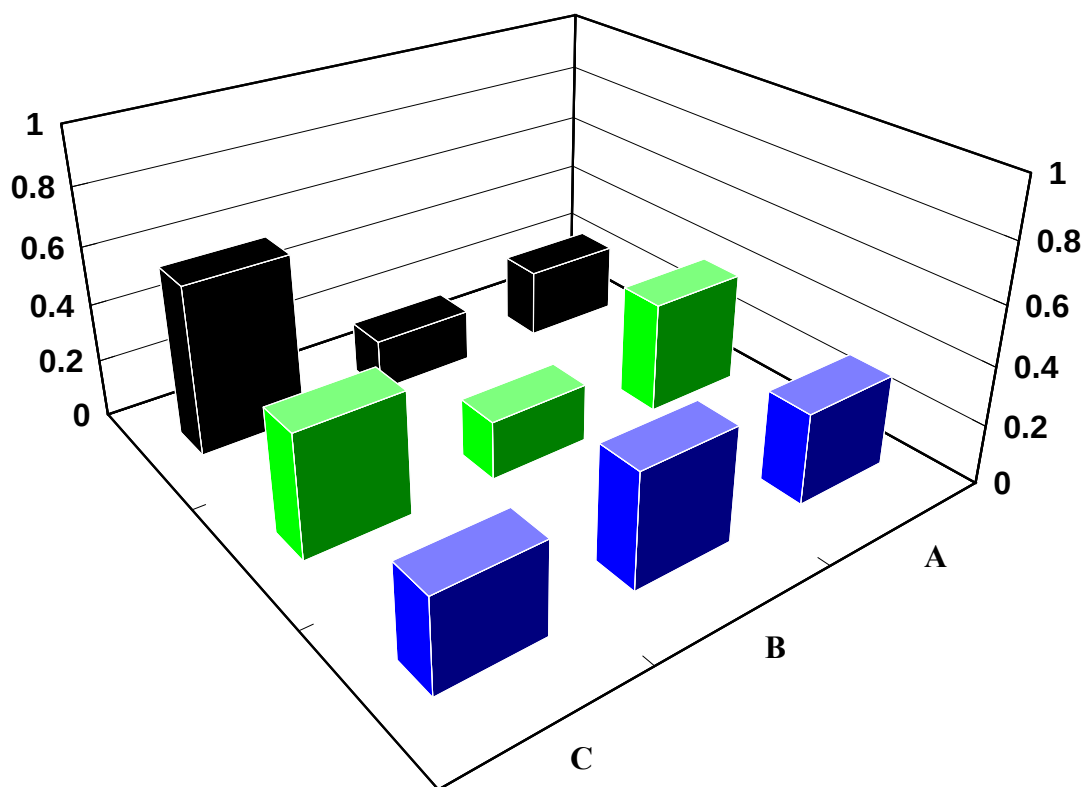


Рис 7.20. Віталітетні спектри популяцій *A. europaeum* в асоціаціях: I – Quercetum coryloso-asarosum; II – Pinetum coryloso-asarosum; III – Querceto-Pinetum asarosum

Очевидно, віталітетна структура популяцій копитняка має тенденцію до зниження в міру старіння популяцій.

***Carex pilosa* Scop.** Аналіз віталітетної структури популяцій *C. pilosa* здійснено основі вибірки 135 парціальних кущів, в асоціаціях: I. Querceto-Pinetum caricosum – 47 особин, II. Quercetum coryloso-caricosum – 43 особини, III. Betuleto-Quercetum coryloso-caricosum – 45 особин.

Ключовими ознаками для визначення віталітету особин *C. pilosa* виявилися: загальна фітомаса (W), розмір листової поверхні (A) і репродуктивне зусилля (RE1).

Результати аналізу віталітетної структури популяцій *C. pilosa* наведені в табл. 7.12, віталітетні спектри її популяцій – на рис. 7.21. Статистична достовірність отриманих оцінок перебувала в діапазоні від 50 до 92,5%. Популяції *C. pilosa* в першій із двох розглянутих лісових асоціацій були рівноважними, з індексом якості Q, що дорівнював 0,250 і 0,239 відповідно. Їх віталітет був практично однаковим, тільки в асоціації Quercetum coryloso-caricosum була дещо вищою частка парціальних кущів осоки вищого класу віталітету. На відміну від цього популяція *C. pilosa* з асоціації Querceto-Pinetum caricosum була депресивною з індексом якості Q, що дорівнював 0,163. Як і в разі з копитняком виявилось, що ця остання популяція за онтогенетичним складом особин є найстарішою.

Таблиця 7.12. Віталітетна структура популяцій *Carex pilosa* у досліджених асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціація	Частка особин за класами віталітету			Індекс якості Q	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності %
	A	B	C			
I. Querceto-Pinetum caricosum	0,326	0,000	0,674	0,163	Депресивна	50,0
II. Quercetum coryloso-caricosum	0,429	0,071	0,500	0,250	Рівноважна	92,5
III. Betuleto-Quercetum-coryloso-caricosum	0,386	0,091	0,523	0,239	Рівноважна	80,0

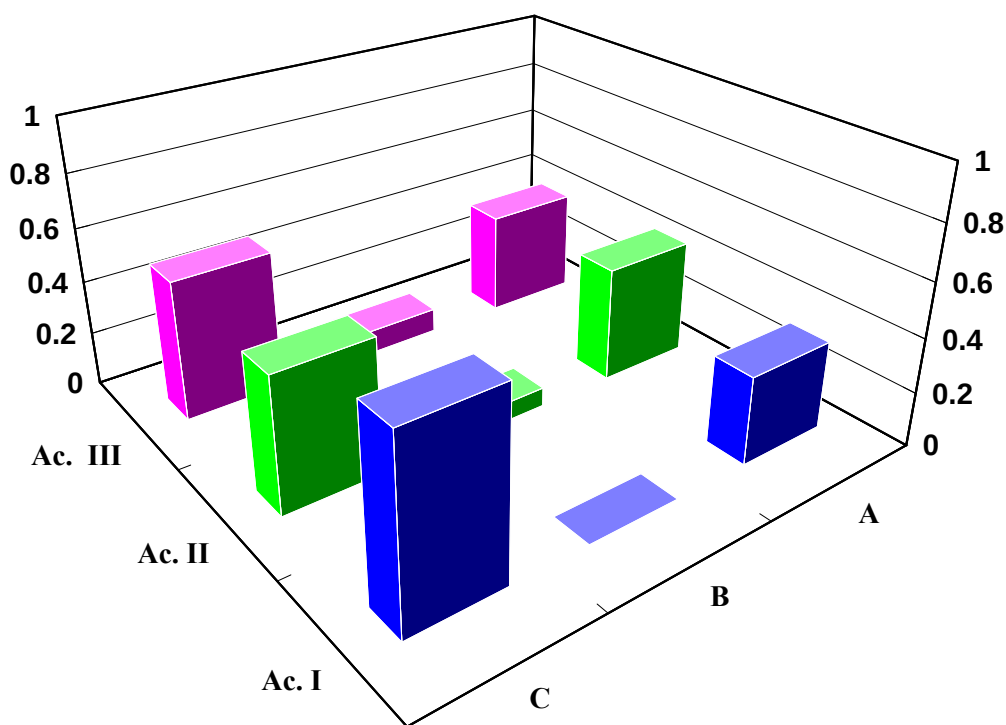


Рис 7.21. Віталітетні спектри популяцій *C. pilosa* в асоціаціях: I – Querceto-Pinetum caricosum (pilosae); II – Quercetum coryloso-caricosum (pilosae); III – Betuleto-Quercetum coryloso-caricosum (pilosae)

***Calluna vulgaris* (L.) Hull.** Віталітетна структура популяцій *C. vulgaris* була визначена на основі вибірки 113 парціальних кущів у трьох лісових асоціаціях: I. Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum – 34 особини, II. Pinetum callunoso-hylocomiosum – 41 особина, III. Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum – 38 особин.

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. 7.13, віталітетні спектри її популяцій – на рис. 7.22. Статистична достовірність отриманих оцінок перебувала в діапазоні від 50 до 97,0%. У двох асоціаціях: Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum і Pinetum callunoso-hylocomiosum – популяції вересу належать до категорії депресивних з індексом якості 0,167 і 0,088. В обох цих популяціях домінують парціальні кущі нижчого класу віталітету. Популяція *C. vulgaris* в асоціації Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum належала до категорії процвітаючих з найвищим індексом якості 0,500. При зіставленні з онтогенетичним спектром бачимо, що це популяція найбільшої віковості. Збіг високого віталітету популяції з високої віковістю, імовірно, обумовлений характером життєвої форми *C. vulgaris* – багаторічного дрібного чагарничка з дерев'яніючими пагонами.

Таблиця 7.13. Віталітетна структура популяцій *Calluna vulgaris* у досліджених асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціація	Частка особин за класами віталітету			Індекс якості Q	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності %
	A	B	C			
I. Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum	0,091	0,242	0,667	0,167	Депресивна	50,0
II. Pinetum callunoso-hylocomiosum	0,075	0,100	0,825	0,088	Депресивна	90,0
III. Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum	0,784	0,216	0,000	0,500	Процвітаюча	97,0

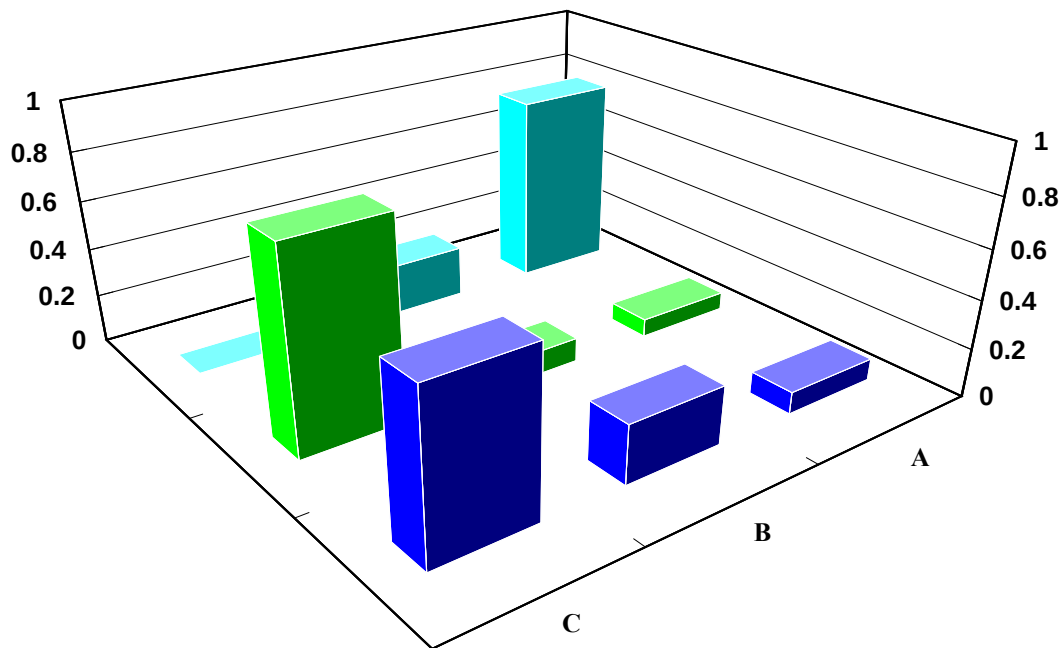


Рис 7.22. Віталітетні спектри популяцій *C. vulgaris* в асоціаціях: I – Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum; II – Pinetum callunoso-hylocomiosum; III – Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum

***Molinia caerulea* (L.) Moench.** Аналіз віталітетної структури популяцій *M. caerulea* здійснено на основі вибірки 100 парціальних кущів в асоціаціях: I. Pinetum moliniosum – 32 особини, II. Querceto-Pinetum franguloso-molinioso-hylocomiosum – 37 особин, III. Betuleto-Pinetum moliniosum – 31 особина.

Ключовими ознаками для визначення віталітету *M. caerulea* виявилися: загальна надземна фітомаса (W), розмір листової поверхні (A) і репродуктивне зусилля (RE1).

Результати аналізу віталітетної структури популяцій молії наведені в табл. 7.14, віталітетні спектри її популяцій – на рис. 7.23. Статистична достовірність отриманих оцінок знаходилась в діапазоні від 50 до 80%. Дві популяції з асоціацій Querceto-Pinetum franguloso-molinioso-hylocomiosum і Betuleto-Pinetum molinoisum виявилися за віталітетним складом рівноважними з індексами якості Q, що дорівнювали 0,181 і 0,250 відповідно.

Таблиця 7.14. Віталітетна структура популяцій *Molinia caerulea* у досліджених асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціація	Частка особин за класами віталітету			Індекс якості Q	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності %
	A	B	C			
I. Pinetum moliniosum	0,258	0,032	0,709	0,145	Депресивна	60,0
II. Querceto-Pinetum franguloso-molinioso-hylocomiosum	0,333	0,028	0,639	0,181	Рівноважна	50,0
III. Betuleto-Pinetum moliniosum	0,400	0,100	0,500	0,250	Рівноважна	80,0

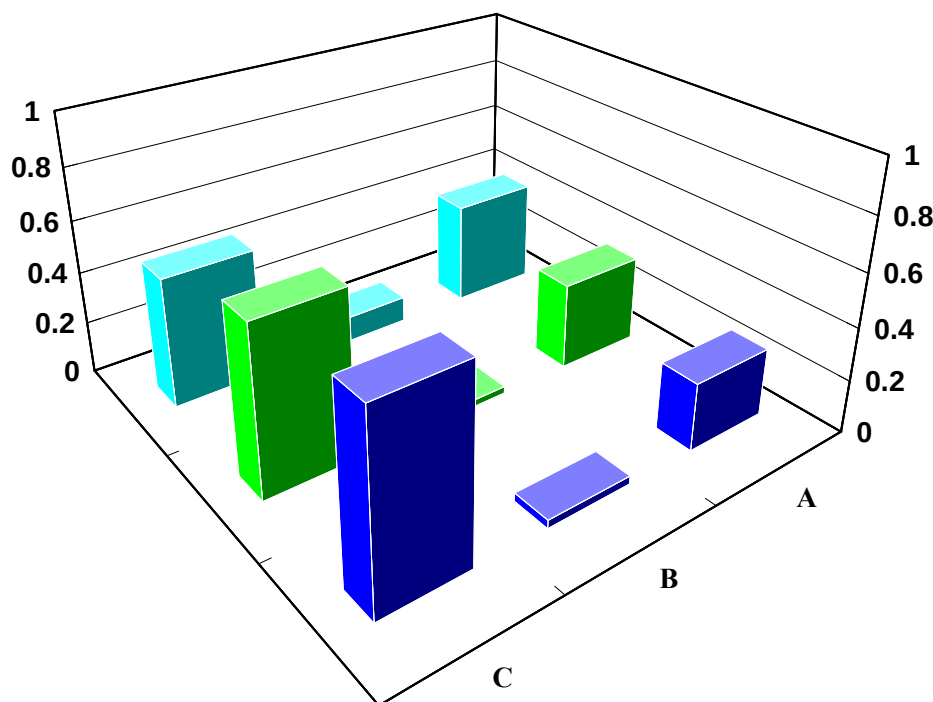


Рис 7.23. Віталітетні спектри популяцій *M. caerulea* в асоціаціях: I – Pinetum myrtilloso-moliniosum; II – Querceto-Pinetum franguloso-molinioso-hylocomi-osum; III – Betuleto-Pinetum moliniosum

Популяція з *Pinetum molinoisum* була віднесена до категорії депресивних, тому що індекс якості для неї становить 0,145. Онтогенетична структура розглянутих популяцій *M. caerulea* була подібною, як було показано вище. Дані щодо віталітетної структури уточнюють статус цих популяцій і показують, що популяція *M. caerulea* в *Pinetum molinoisum* найвіддаленіша від еколого-фітоценотичного оптимуму.

***Stellaria holostea* L.** Віталітетна структура популяцій *S. holostea* встановлена на основі вибірки 102 парціальних кущів у трьох лісових асоціаціях: I. *Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum* – 37 особини, II. *Quercetum coryloso-caricoso-stellariosum* – 33 особини, III. *Querceto-Pinetum stellariosum* – 32 особини.

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. 7.15, віталітетні спектри її популяцій – на рис. 7.24. Статистична достовірність отриманих оцінок перебувала в діапазоні від 50 до 80%. Із трьох популяцій *S. holostea* дві виявилися рівноважними з індексом якості 0,236 і 0,226, а одна – депресивною з індексом якості 0,156. Депресивна популяція *S. holostea* росла в асоціації *Quercetum coryloso-caricoso-stellariosum*. За віковим складом це була найстаріша популяція з найбільшим значенням коефіцієнта віковості. У цьому разі також зафіксовано сполучення підвищеної віковості популяції з її депресивною віталітетною структурою.

Таблиця 7.15. Віталітетна структура популяцій *Stellaria holostea* у досліджених асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціація	Частка особин за класами віталітету			Індекс якості Q	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності %
	A	B	C			
I. <i>Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum</i>	0,333	0,139	0,528	0,236	Рівноважна	80,0
II. <i>Quercetum coryloso-caricoso-stellariosum</i>	0,156	0,156	0,688	0,156	Депресивна	50,0
II. <i>Querceto-Pinetum stellariosum</i>	0,290	0,161	0,548	0,226	Рівноважна	80,0

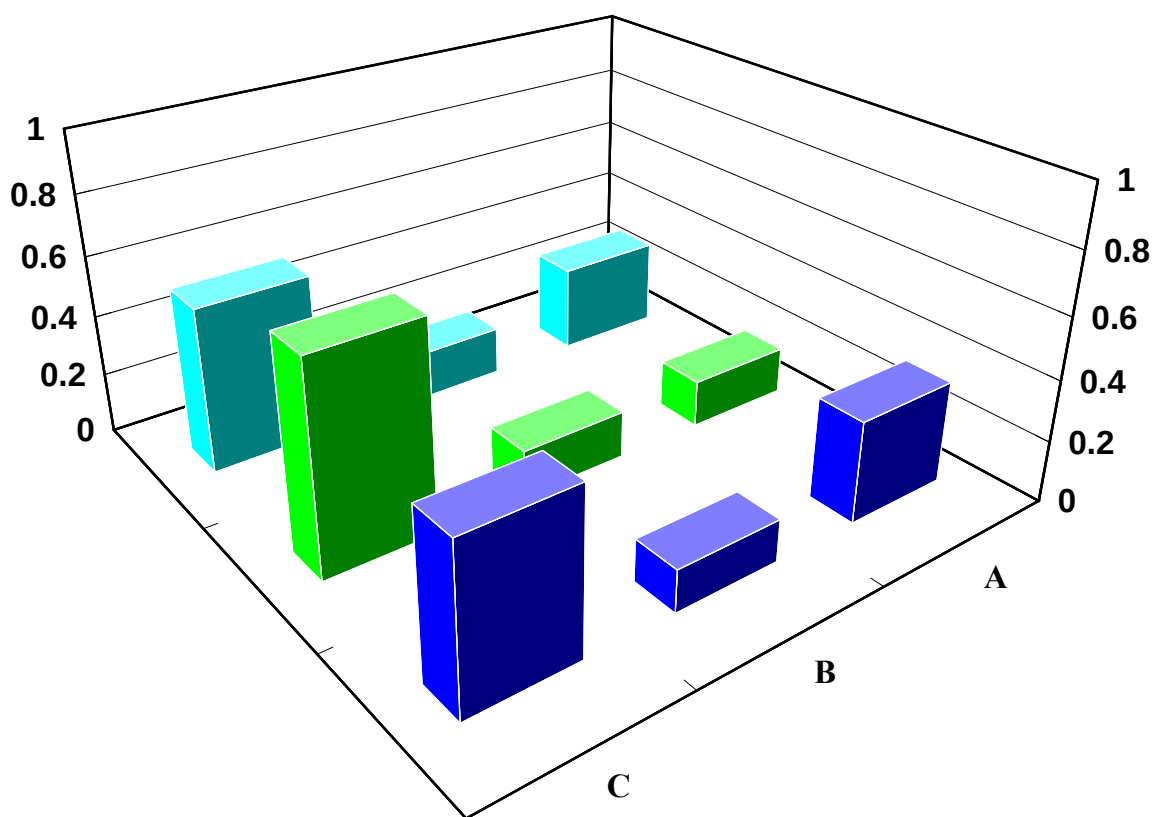


Рис. 7.24. Віталітетні спектри популяцій *S. holostea* в асоціаціях: I – Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum; II – Quercetum coryloso-caricoso (pilosae)-stellariosum; III – Querceto-Pinetum stellariosum

***Vaccinium myrtillus* L.** Віталітетна структура популяцій *V. myrtillus* була здійснена на основі вибірки 210 парціальних кущів у п'яти лісових асоціаціях: I. Pinetum myrtilloso-hylocomiosum – 40 особин, II. Pinetum molinosum-myrtillosum – 44 особини, III. Querceto-Pinetum myrtillosum – 42 особини, IV. Betuletum molinosum-myrtillosum – 42 особини, V. Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum – 42 особини.

Як ключові ознаки віталітету особин *V. myrtillus* були взяті: загальна фітомаса особини (W), кількість листків (NL) і розмір репродуктивного зусилля (RE2).

Результати аналізу віталітетної структури популяцій *V. myrtillus* наведені в табл. 7.16, віталітетні спектри її популяцій – на рис. 7.25. Статистична достовірність отриманих оцінок перебувала в діапазоні від 50 до 99,5%.

Із п'яти вивчених популяцій чорниці дві (з асоціацій Pinetum molinosum-myrtillosum і Betuletum molinosum-myrtillosum) виявилися процвітаючими, дві (з асоціацій Pinetum myrtilloso-hylocomiosum і Querceto-Pinetum myrtillosum) були депресивними й одна (з асоціацій – Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum) – рівноважною. Процвітаючі

популяції чорниці виявилися сполученими з лісовими угрупованнями, у трав'яно-чагарничковому ярусі яких бере участь *M. caerulea*, що пов'язане з більш родючими ґрунтами. Це ще раз підтверджує раніше висловлену думку про те, що екологічний оптимум чорниці лежить у молінієвих фітоценозах. На противагу цьому депресивні популяції *V. myrtillus* зареєстровано в лісах – зеленомохових або чистих чорничниках, розміщених на бідніших ґрунтах з низькими значеннями рН. Прикметно, що дві депресивні за віталітетною структурою популяції чорниці за віковим спектром були найстарішими, що характерне для більшості клоноутворювальних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу.

Таблиця 7.16. Віталітетна структура популяцій *Vaccinium myrtillus* у досліджених асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціація	Частка особин за класами віталітету			Індекс якості Q	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності %
	A	B	C			
I. Pinetum myrtilloso-hylocomiosum	0,000	0,000	0,100	0,000	Депресивна	99,5
II. Pinetum molinioso-myrtillosum	0,977	0,023	0,000	0,500	Процвітаюча	98,5
III. Querceto-Pinetum myrtillosum	0,000	0,000	1,000	0,000	Депресивна	99,5
IV. Betuletum molinioso-myrtillosum	0,707	0,073	0,219	0,390	Процвітаюча	70,0
V. Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum	0,122	0,219	0,659	0,171	Рівноважна	50,0

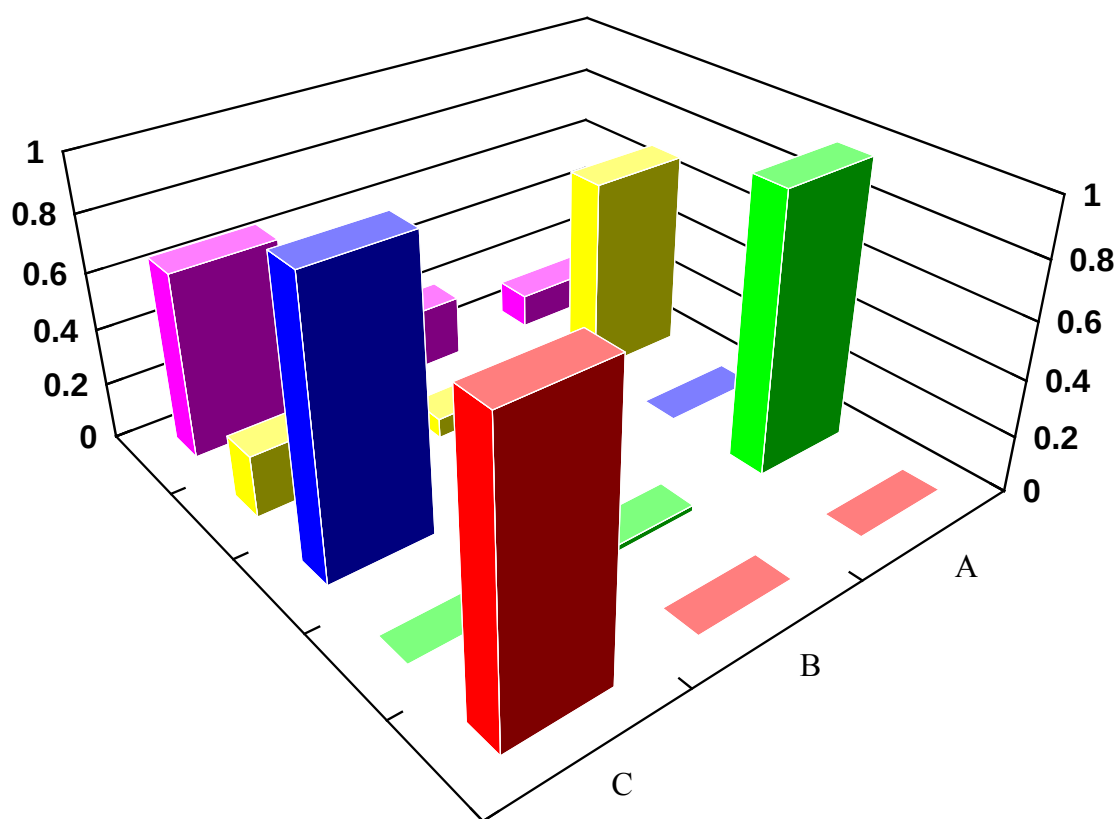


Рис. 7.25. Віталітетні спектри популяцій *V. myrtillus* в асоціаціях: I – Pinetum myrtilloso-hylocomiosum; II – Pinetum molinioso-myrtillosum; III – Querceto-Pinetum myrtillosum; IV – Betuletum molinioso-myrtillosum; V – Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum

***Vaccinium vitis-idaea* L.** Аналіз віталітетної структури популяцій *V. vitis-idaea* здійснено на основі вибірки в 177 парціальних кущів зокрема в асоціаціях: I. Pinetum vaccinioso-myrtillosum – 47 особин, II. Betuleto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum – 41 особина, III. Querceto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum – 43 особини, IV. Pinetum vaccinioso-hylocomiosum – 46 особин.

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 чутливо реагує на їх динаміку змінами продукційного процесу. Це виявляється у варіюванні довжини пагонів та інших параметрів, пов'язаних із продукційним процесом (Купріянова, 1995).

Результати аналізу віталітетної структури популяцій брусниці наведені в табл. 7.17, віталітетні спектри її популяцій – на рис. 7.26. Статистична достовірність отриманих оцінок знаходилась в діапазоні 50–98,5%.

Таблиця 7.17. Віталітетна структура популяцій *Vaccinium vitis-idaea* в досліджених асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціація	Частка особин за класами віталітету			Індекс якості Q	Тип популяції	Рівень статистичної достовірності %
	A	B	C			
I. Pinetum vaccinioso-myrtillosum	0,457	0,130	0,413	0,294	Рівноважна	98,5
II. Betuleto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum	0,075	0,100	0,825	0,088	Депресивна	90,0
III. Querceto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum	0,214	0,214	0,571	0,214	Рівноважна	70,0
IV. Pinetum vaccinioso-hylocomiosum	0,244	0,089	0,667	0,167	Депресивна	50,0

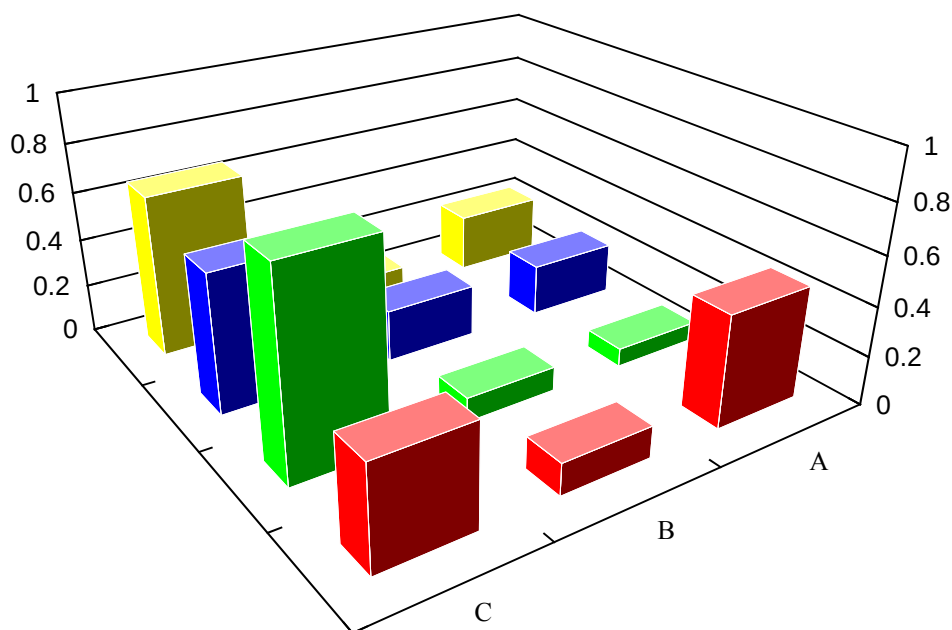


Рис. 7.26. Віталітетні спектри популяцій *V. vitis-idaea* в асоціаціях: I – Pinetum vaccinioso-myrtillosum; II – Betuleto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum; III – Querceto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum; IV – Pinetum vaccinioso-hylocomiosum

У розглянутих чотирьох лісових асоціаціях *V. vitis-idaea* дві популяції виявилися рівноважними і дві депресивними. Рівноважні популяції були зареєстровані в асоціаціях *Pinetum vaccinoso-myrtillosum* і *Querceto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum*, тоді як депресивні – у *Betuleto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum* і *Pinetum vaccinoso-hylocomiosum*. У розглянутій низці лісових асоціацій значення коефіцієнт якості *Q* популяцій брусниці становив 0,088–0,294, тобто, змінюючись приблизно в три рази, що свідчить про виявлений вплив еколого-ценотичних умов на популяції *V. vitis-idaea*.

7.3.3. Загальні закономірності віталітетної структури популяцій клонуотворювальних рослин лісових екосистем

Одержані оцінки віталітетної структури популяцій клонуотворювальних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу лісів північного сходу України можна вважати цілком надійними, тому що вони базуються, в цілому, на повному аналізі морфологічної структури 1154 особин досліджуваних видів рослин. Статистична достовірність оцінок віталітетної структури популяцій переважно становить 70–99% і лише в окремих випадках – нижча ніж 70% (Коваленко, 2001).

Порівняльний розгляд віталітетної структури популяцій клонуотворювальних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових асоціаціях показує, що їхні віталітетні спектри широко варіюють: індекс якості *Q* популяцій становить від 0,000 до 0,500, тобто охоплює повний теоретичний можливий розмах значень цього коефіцієнта, що свідчить про чутливість віталітетної структури популяцій до еколого-ценотичних умов і обумовлює високу інформативну цінність віталітетного аналізу. З 27 розглянутих популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу процвітаючими виявилися 5 популяцій, рівноважними – 12 і депресивними – 10. Процвітаючі популяції: одна популяція *A. podagraria* в асоціації *Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum*, одна популяція *A. europaeum* з асоціації *Quercetum coryloso-asarosum*, одна популяція *C. vulgaris* з асоціації *Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum* і дві популяції *V. myrtillus* з асоціацій *Pinetum molinioso-myrtillosum* і *Betuletum molinioso-myrtillosum*.

Оскільки віталітетний аналіз ґрунтується на інформації і морфологічній структурі особин рослин, він досить точно відображає ступінь відповідності еколого-фітоценотичних умов для рослин даного виду. Так, наприклад, показано, що в *Convallaria majalis* L. і *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt перша реакція на екологічне й ценотичне пригнічення виявляється в погіршенні всіх морфологічних і ростових параметрів рослин, хоча чисельність особин у популяціях може навіть

зростати (Крылова, 1992). У літературі є безліч інших даних про обумовленість морфологічного статусу рослин умовами їх зростання. Узагальнюючи дані і спираючись на принцип алокації, М.Г. Баштовий (1991) стверджував, що зменшення розмірів особин і скорочення в них метамерів є відображенням адаптації рослин до стресових умов. Наші матеріали повністю підтверджують цю позицію.

Нами був проведений регресійний і дисперсійний порівняльний аналіз індексу віковості 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, як вік і зімкнутість деревостану. Як бачимо з рис. 7.27, на якому ця залежність подана у вигляді тривимірного графіка зі згладжуванням поверхні квадратичним методом, віталітет популяцій збільшується з віком і зімкнутістю деревостану, досягаючи максимуму в лісових асоціаціях, де вік лісоутворювальної деревної породи становить 75–85 років, а зімкнутість деревного пологу 0,75–0,85. Раніше О.В. Морозовим (1998) був показаний зв'язок брусниці зі зрілими зімкнутими лісами. Нами ця закономірність доведена для всіх бореальних рослин. Отриманий результат показує, що вивчені клоноутворювальні 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 клоноутворювальних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу на підставі ознак їх сезонного росту. Віталітетний аналіз цілком підтвердив ці оцінки. Виявилось, що в лісових асоціаціях, виділених як оптимальні для певного виду, зареєстрований і найбільш високий індекс якості популяцій Q :

A. podagraria – Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum, $Q = 0,409$.

A. europaeum – Quercetum coryloso-asarosum, $Q = 0,346$.

C. pilosa – Quercetum coryloso – caricosum (pilosae), $Q = 0,250$.

C. vulgaris – Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum, $Q = 0,500$.

M. coerulea – Betuleto-Pinetum moliniosum, $Q = 0,250$.

S. holostea – Querceto-Pinetum coryloso-stellarium, $Q = 0,236$.

V. myrtillus – Pinetum molinoso-myrtillosum, $Q = 0,500$.

V. vitis-idaea – Querceto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum, $Q = 0,214$.

Винятком стала лише *V. vitis-idaea*, де ростовий оптимум зафіксовано в асоціації Querceto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum, а віталітетний – в асоціації Pinetum vaccinioso-myrtillosum ($Q = 0,294$). Однак ці асоціації еколого-ценотично дуже близькі одна до одної.

$$z = 1,919 - 3,175 * x - 0,032 * y - 0,248 * x * x + 0,062 * x * y - 6,557e - 6 * y * y$$

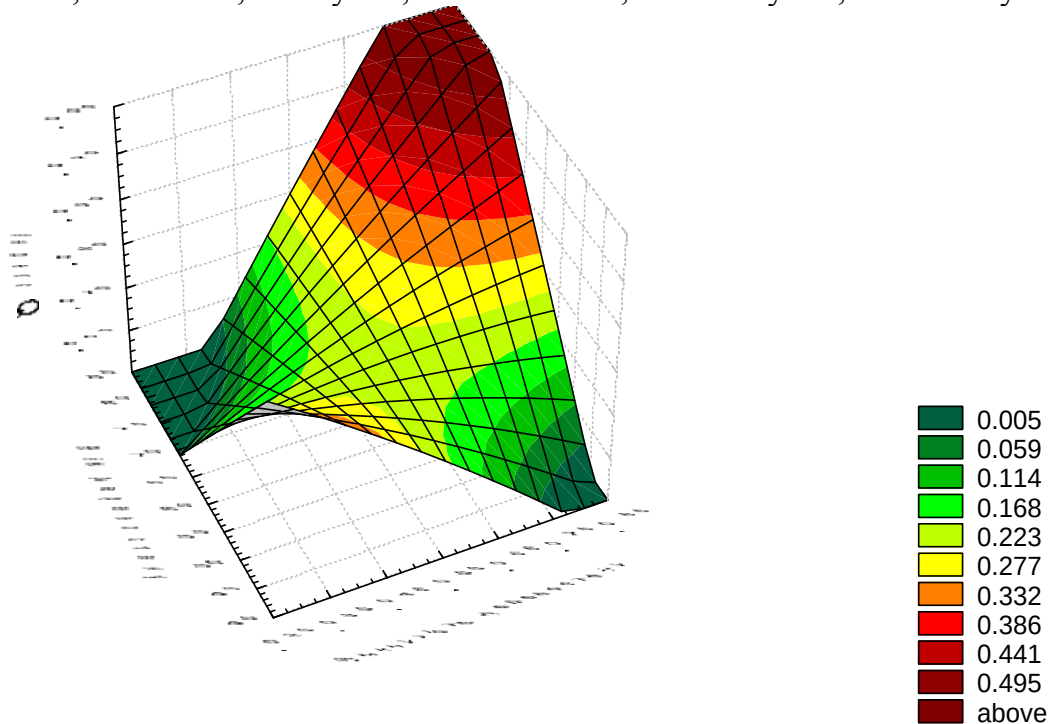


Рис. 7.27. Залежність індексу якості Q популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу від зімкнутості та віку деревостану

Одержані оцінки віталітетної структури популяцій досліджуваних видів, які є домінантами в лісових масивах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський», можуть бути вихідними показниками при організації моніторингу в цьому національному парку і для порівняння стану популяцій до введення режиму заповідності та після цього.

7.4. Морфологічна цілісність особин у популяціях рослин трав'яно-чагарничкового ярусу

Крім змін абсолютних значень морфометричних параметрів рослин від популяції до популяції, змінюється й ступінь скорельованості між ними. Ю.А. Злобіним (2009) для оцінки рівня морфологічної цілісності особин рослин був запропонований індекс морфологічної інтеграції. Він розраховується за формулою

$$I_{m.i.} = \frac{B}{(n^2 - n) / 2} \cdot 100 ,$$

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 характеристик особин рослин.

При обліку в кожного виду 11–14 морфометричних параметрів нами були обчислені індекси морфологічної інтеграції для особин усіх 27 вивчених популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу. Вони наведені в табл. 7.18. Виявилося, що індекс морфологічної інтеграції насамперед залежить від виду рослини. Він був найнижчим у *Calluna vulgaris* (20,2) і найвищим в *Asarum europaeum* (67,9), 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 індексом віковості популяції ($I_{\text{віков}}$). Очевидно, індекс морфологічної інтеграції має самостійне біологічне значення, характеризуючи цілісність особин як морфоструктурні утворення.

Таблиця 7.18. Індекс морфологічної інтеграції особин у популяціях рослин трав'яно-чагарничкового ярусу

Асоціація	Індекс морфологічної інтеграції	Середнє значення індексу морфологічної інтеграції
<i>Aegopodium podagraria</i>		
I. Quercetum coryloso-aegopodiosum	43,94	45,46
II. Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum	46,97	
III. Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum	53,03	
<i>Asarum europaeum</i>		
I. Quercetum coryloso-asarosum	67,27	67,88
II. Pinetum coryloso-asarosum	70,91	
III. Querceto-Pinetum asarosum	65,45	

Продовження табл. 7.18

Асоціація	Індекс морфологічної інтеграції	Середнє значення індексу морфологічної інтеграції
<i>Carex pilosa</i>		
I. Querceto-Pinetum caricosum	54,55	55,05
II. Quercetum coryloso-caricosum	56,06	
III. Betuleto-Quercetum coryloso-caricosum	54,55	
<i>Calluna vulgaris</i>		
I. Betuleto-Pinetum callunoso-yrtillosum	33,33	20,20
II. Pinetum callunoso-hylocomiosum	15,15	
III. Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum	12,12	
<i>Molinia caerulea</i>		
I. Pinetum myrtilloso-moliniosum	48,48	39,39
II. Querceto-Pinetum franguloso-molinioso-hylocomiosum	40,91	
III. Betuleto-Pinetum moliniosum	39,39	
<i>Stellaria holostea</i>		
I. Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum	54,55	45,46
II. Quercetum coryloso-caricoso-stellariosum	42,42	
II. Querceto-Pinetum stellariosum	39,40	
<i>Vaccinium myrtillus</i>		
I. Pinetum myrtilloso-hylocomiosum	28,57	38,90
II. Pinetum molinioso-myrtillosum	31,87	
III. Querceto-Pinetum myrtillosum	49,45	
IV. Betuletum molinioso-myrtillosum	47,25	
V. Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum	37,36	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>		
I. Pinetum vaccinioso-myrtillosum	62,82	46,79
II. Betuleto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum	34,62	
III. Querceto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum	41,03	
IV. Pinetum vaccinioso-hylocomiosum	48,72	

Одночасно було встановлено, що морфогенетична інтегрованість особин рослин (парціальних кущів) у досліджуваних клоноутворювальних видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу статистично **вірогідно** змінюється залежно від віку і зімкнутості деревостану. Ця залежність подана у вигляді тривимірного графіка, виконаного методом квадратичного згладжування, на рис. 7.28. Виявилося, що найбільш морфологічно цілісними є особини, які ростуть у деревостанах віком у 60–75 років.

$$z = 149,923 - 51,074 * x + 6,324 * y + 7,859 * x * x + 1,47 * x * y - 0,056 * y * y$$

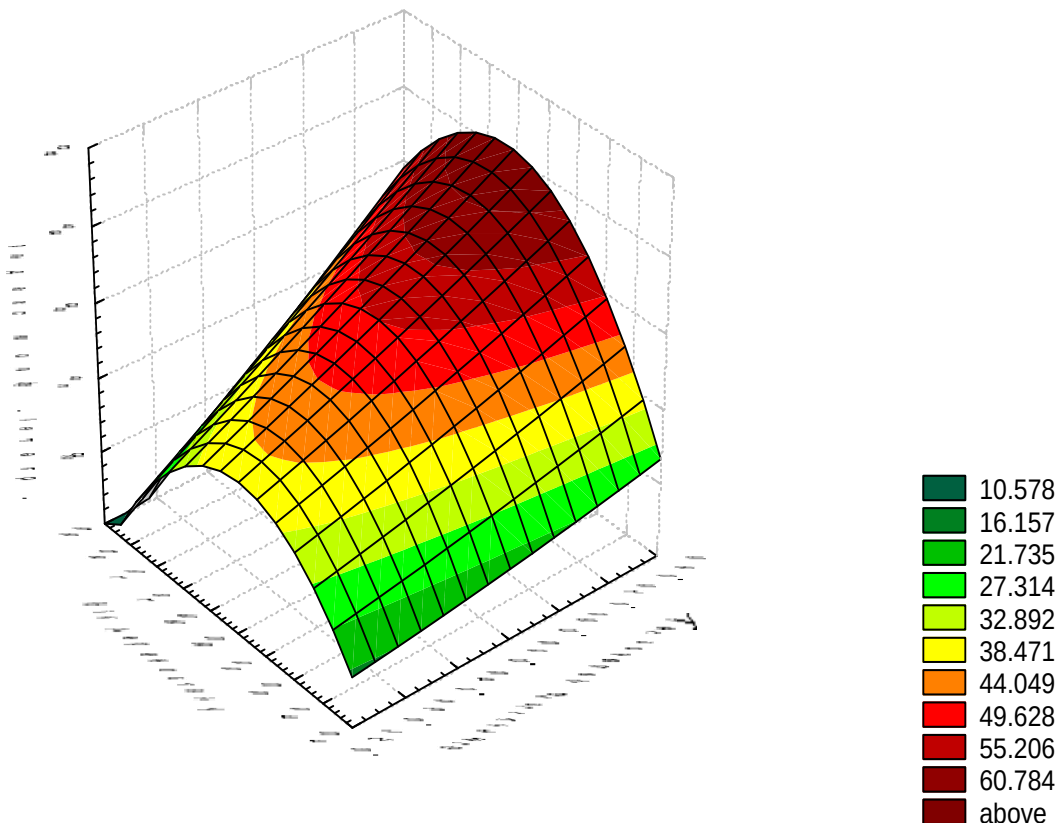


Рис. 7.28. Залежність індексу морфологічної інтеграції особин рослин трав'яно-чагарничкового ярусу від зімкнутості та віку деревостану

У таких лісових асоціаціях індекс морфологічної інтеграції (Im_i) чітко зростає при збільшенні зімкнутості деревного покриву в інтервалі від 0,25 до 0,85. У цілому, морфологічно найбільш цілісними, з найбільш розвиненими кореляційними зв'язками між морфоструктурними ознаками виявлялись рослини лісів віком 60–75 років при зімкнутості деревостану в 0,75–0,85.

7.5. Трансформація віталітетної структури популяцій лісових трав і чагарничків при зміні еколого-фітоценотичних умов

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 (Злобин, 2009). Аналіз віталітетної структури популяцій нині широко використовується при дослідженні стану і динаміки популяцій (Кирик, 2003; Жилияев, 2005). 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 Національному природному парку «Деснянсько-Старогутський» було проведено обстеження 12 лісових асоціацій, у яких оцінювалися коефіцієнти Q для дуже поширених у живому покриві чотирьох видів трав'янистих рослин: *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Carex pilosa* і *Stellaria holostea*. Метою дослідження було встановлення, як змінюється віталітет популяцій цих рослин в умовах відновних сукцесії, реалізація яких розпочалася в 1999 році з введенням режиму заповідності лісових масивів, що вивчалися. Усього був оцінений віталітет 1154 особин. Результати оцінки віталітету популяцій і їх тренди подані на рис. 7.29.

У ряді асоціацій А – *Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum*, Б – *Quercetum coryloso-aegopodiosum* і В – *Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum* віталітет популяцій *Aegopodium podagraria* знижувався з 0,409 до 0,093, тобто більше ніж у 4 рази. У ряді цих асоціацій 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 порідного складу деревостану.

Популяції *Asarum europaeum* знижували віталітет у ряді асоціацій: А – *Quercetum coryloso-asarosum*, Б – *Pinetum coryloso-asarosum*, В – *Querceto-Pinetum asarosum*. Віталітет знизився з 0,346 до 0,207, тобто в 1,7 разу. 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% повної.

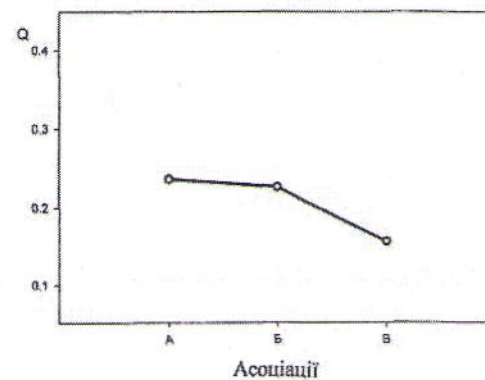
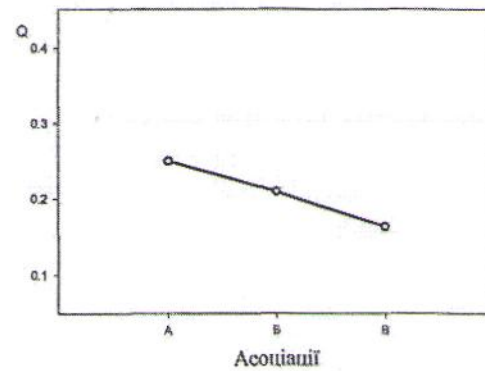
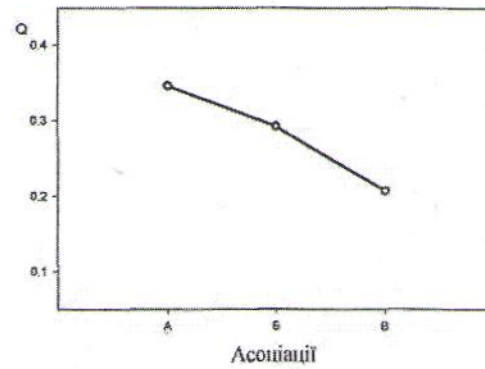
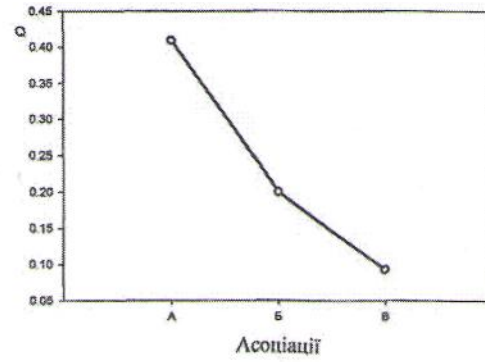


Рис. 7.29. Тренди зміни значень віталітету популяцій (Q) при зміні еколого-фітоценотичного середовища. Зверху вниз: *Aegorodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Carex pilosa* і *Stellaria holostea* (назви асоціацій – див. в тексті)

Популяції *Carex pilosa* знижували віталітет в 1,5 разу (з 0,250 до 0,163) при переміщенні в синтаксономічному градієнті А – Quercetum coryloso-caricosum, Б – Betuleto-Quercetum coryloso-caricosum, В – Querceto-Pinetum coryloso-caricosum. Остання з цих асоціацій – це більш зімкнуті і старіші ліси. Еколого-ценотична обстановка в них виявилася найменш оптимальною для *C. pilosa*.

Реагування популяцій *Stellaria holostea* на синтаксономічному градієнті було близьким до попереднього виду. У *S. holostea* віталітет популяцій знизився також в 1,5 разу з 0,236 до 0,156. В аналізованому ряду асоціацій А – Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum, Б – Querceto-Pinetum stellariosum, В – Quercetum coryloso-caricosum (pilosae)-stellariosum 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 8

ЛІСОВІ ТРАВИ І ЧАГАРНИЧКИ ЯК КОМПОНЕНТИ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ

8.1. Популяційна щільність як чинник стійкості видів рослин

Дані щодо проективного покриття і популяційної щільності клонуотворювальних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу були одержані при описі пробних ділянок розміром 50 x 50 см, які розташовуються на території певної асоціації у випадковому порядку. Середні показники проективного покриття і щільності популяцій наведені в табл. 8.1.

Таблиця 8.1. Середнє проективне покриття і популяційна щільність клонуотворювальних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу

Вид рослин та лісові асоціації	Середнє проективне покриття %	Середня популяційна щільність, шт./м ²
<i>Aegopodium podagraria</i>		
I. Quercetum coryloso-aegopodiosum	46,1 ± 2,65	21,2±1,03
II. Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum	56,5 ± 2,23	28,8±0,89
III. Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum	52,2 ± 2,34	20,4±0,65
<i>Asarum europaeum</i>		
I. Quercetum coryloso-asarosum	49,8 ± 3,50	27,5±0,80
II. Pinetum coryloso-asarosum	55,3 ± 2,66	29,8±1,21
III. Querceto-Pinetum asarosum	49,4 ± 3,26	37,6±1,13
<i>Carex pilosa</i>		
I. Querceto-Pinetum caricosum	59,9 ± 2,72	30,6±0,55
II. Quercetum coryloso-caricosum	56,8 ± 2,84	22,1±0,66
III. Betuleto-Quercetum coryloso-caricosum	53,3 ± 3,26	12,0±0,49
<i>Calluna vulgaris</i>		
I. Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum	37,4 ± 2,65	7,2±0,46
II. Pinetum callunoso-hylocomiosum	29,3 ± 2,44	6,7±0,82
III. Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum	32,4 ± 2,64	9,1±0,55
<i>Molinia caerulea</i>		
I. Pinetum myrtilloso-moliniosum	49,1 ± 2,70	5,9±0,76
II. Querceto-Pinetum franguloso-molinioso-	49,9 ± 2,87	3,6±0,6
III. Betuleto-Pinetum moliniosum	57,2 ± 2,98	6,7±0,90
<i>Stellaria holostea</i>		
I. Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum	47,9 ± 2,70	11,1±0,85
II. Quercetum coryloso-caricoso-stellariosum	51,6 ± 2,38	18,0±1,17
III. Querceto-Pinetum stellariosum	54,4 ± 1,89	26,8±1,48

Продовження табл. 8.1

Види рослин та лісові асоціації	Середнє проективне покриття %	Середня популяційна щільність, шт./м ²
<i>Vaccinium myrtillus</i>		
I. Pinetum myrtilloso-hylocomiosum	53,8 ± 2,75	43,5±1,70
II. Pinetum molinioso-myrtillosum	63,6 ± 2,21	106,6±2,62
III. Querceto-Pinetum myrtillosum	52,4 ± 1,88	80,0±1,79
IV. Betuletum molinioso-myrtillosum	50,7 ± 1,63	95,3±2,40
V. Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum	41,9 ± 2,14	67,2±2,08
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>		
I. Pinetum vaccinoso-myrtillosum	45,1 ± 2,04	46,0±1,28
II. Betuleto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum	42,4 ± 2,79	66,4±1,41
III. Querceto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum	44,2 ± 2,03	87,1±2,14
IV. Pinetum vaccinoso-hylocomiosum	42,8 ± 2,46	37,4±1,08

Вони свідчать про те, що середнє проективне покриття (%), як і популяційна щільність (шт./м²), зростали у низці видів досліджуваних рослин: *Molinia caerulea* – *Calluna vulgaris* – *Stellaria holostea* – *Carex pilosa* – *Aegopodium podagraria* – *Asarum europaeum* – *Vaccinium vitis-idaea* – *Vaccinium myrtillus*.

Загальні запаси фітомаси вегетативно рухливих видів трав'яно-чагарничкового ярусу можуть бути отримані розрахунковим шляхом за величиною або проективного покриття, або щільності популяції. Між цими параметрами і запасом надземної фітомаси існує тісна і статистично достовірна залежність.

Як проективне покриття, так (меншою мірою) і середня популяційна щільність рослин варіюють за роками залежно від метеорологічних умов, хоча ці варіації значно менші, ніж у лучних угрупованнях. Впливають на ці показники й антропогенні фактори. Відомо, що в лікарських рослин щорічне зрізання надземної маси різко знижує їх чисельність і погіршує стан рослин. Так, після двох-чотирьох років зрізання листків брусниці й чорниці їхня надземна фітомаса знизилася на 50–60% і 35–55% відповідно (Крылова, 1982). Тому можна припустити, що динаміка проектного покриття і популяційної щільності клоноутворювальних рослин буде неоднаковою в зонах національного парку з різним режимом охорони.

8.2. Міжвидові відносини в трав'яно-чагарничковому ярусі

Ще на початку XX століття склалися два альтернативні підходи до природи рослинних угруповань. За Ф. Клементсом та В.М. Сукачевим, вони становлять собою угруповання, які формуються на основі активних

ценотичних зв'язків між видами рослин, що їх складають, а за Х. Глізоном і Л.Г. Раменським – відрізки континууму рослинного покриву, у межах яких види рослин організовані диференціацією в екологічні ніші (Трасс, 1976). До кінця XX ст. погляди багатьох ботаніків схилилися до континуального бачення рослинного покриву (Миркин, 1998), що змістило інтереси дослідників до проблем екології видів рослин і відсунуло на другий план механізми активного ценогенезу у фітоценозах. 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* (Maarel, 1995; Wilson, 1994, 1995). Підсумки дискусії виявилися неоднозначними, і тому подальші дослідження щодо ролі ценотичних зв'язків у формуванні рослинних угруповань та їх блоків залишилися актуальними.

Зручним об'єктом для вивчення цієї проблеми виявився трав'яно-чагарничковий ярус хвойних і широколистяних лісів. Він характеризується високим видовим багатством і достатньою протяжністю ценотичних градієнтів завдяки мозаїчності додавання лісових угруповань, що відповідає геп-парадигмі їх організації (Whitmore, 1982).

У ході досліджень було вивчено асоційованість і сполученість рослин лісових екосистем, що складають трав'яно-чагарничковий ярус у Національному природному парку «Деснянсько-Старогутський» і (для порівняння) у ботанічному заказнику загальнодержавного значення «Банний Яр» (Сумська область), що був заснований у 1974 році й відтоді зазнає мінімальних антропогенних навантажень. Загальна геоботанічна характеристика заказника «Банний Яр» наведена в роботі Я.П. Дідуха та І.Б. Сухого (1984).

Геоботанічні описи були виконані в масивах мішаних та широколистяних лісів, лісоутворювальними породами в яких є *Acer platanoides* L., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus glabra* Huds., *Fraxinus excelsior* L., *Quercus robur* L.

У заказнику «Банний Яр» для обліку ценотичних зв'язків видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу було закладено 900 пробних ділянок розміром 1 x 1 м, на яких реєструвалося проективне покриття всіх видів рослин. У Національному природному парку «Деснянсько-Старогутський» було закладено 1350 аналогічних пробних ділянок, а разом – 2250. Усього в трав'яно-чагарничковому ярусі був зареєстрований 41 вид судинних рослин.

Взаємовідносини між видами на обох заповідних об'єктах оцінювали двома незалежними способами – знаходженням асоційованості та

встановленням сполученості (у розумінні А.О. Уранова (1935, 1955). Асоційованість обчислювали за коефіцієнтом Ass при звичайних позначеннях чотирипільної таблиці (для двох видів А і В):

$$Ass = \frac{a - b - c}{a + b + c},$$

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 Ass має переваги перед іншими коефіцієнтами асоційованості: він симетричний і адекватно відображає здатність видів зростати разом або уникати один одного.

Сполученість рослин визначали за методом А.О. Уранова (1955) у вигляді регресії проектного покриття підпорядкованого виду за рядом зростання покриття діючого виду. У цьому вигляді сполученість розкриває характер і ступінь дії видів, які спільно зростають, один з одним. Як діючий завжди розглядався вид з вищим траплянням і чисельністю.

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.

У широколистяному лісі заказника «Банний Яр» були вивчені ценотичні зв'язки між 20 видами трав'янистих рослин, у хвойних і хвойно-широколистих лісах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» – між 16 видами рослин. Інші ценотичні зв'язки між нечисленими видами виявилися статистично недостовірними і нами не аналізуються.

У заказнику «Банний Яр» були проаналізовані відносини 20 видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу. Аналіз асоційованостей (табл. 8.2) показав, що вивчені види формують дві групи. Перша містить види з високим траплянням і чисельністю (*Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Glechoma hederacea* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Lamium maculatum* (L.) L., *Viola mirabilis* L.).

Таблиця 8.2. Асоційованість основних видів трав'яно-чагарничкового ярусу

Вид	Трап- ляння %	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	98,8	X																			
<i>Asarum europaeum</i> L.	97,8	0,978	X																		
<i>Stellaria holostea</i> L.	87,8	0,775	0,753	X																	
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	87,8	0,733	0,711	0,551	X																
<i>Glechoma hederacea</i> L.	86,7	0,753	0,773	0,609	0,489	X															
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	82,2	0,622	0,682	0,517	0,477	0,663	X														
<i>Lamium maculatum</i> (L.) L.	78,9	0,596	0,614	0,371	0,371	0,548	0,625	X													
<i>Urtica dioica</i> L.	76,7	0,551	0,528	0,364	0,326	0,419	0,287	0,415	X												
<i>Viola mirabilis</i> L.	71,1	0,438	0,455	0,365	0,326	0,302	0,366	0,293	0,023	X											
<i>Geum urbanum</i> L.	61,1	0,236	0,250	0,080	0,116	0,167	0,146	0,360	0,351	0,013	X										
<i>Carex pilosa</i> Scop.	51,1	0,034	0,045	0,125	-0,093	0,139	0,038	-0,214	-0,326	0,056	-0,475	X									
<i>Geranium robertianum</i> L.	48,9	-0,044	-0,067	-0,205	-0,036	-0,163	-0,190	-0,125	0,096	-0,300	-0,088	-0,568	X								
<i>Dentaria bulbifera</i> L.	47,8	-0,034	-0,023	-0,060	-0,163	0,025	0,039	-0,144	-0,165	-0,291	-0,278	-0,403	-0,303	X							
<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	47,8	-0,067	-0,089	-0,095	-0,095	-0,218	-0,341	-0,286	-0,235	-0,221	-0,907	-0,549	-0,303	-0,676	X						
<i>Orobus vernus</i> L.	40,0	-0,191	-0,213	-0,125	-0,229	-0,185	-0,317	-0,482	-0,500	-0,260	-0,605	-0,647	0,216	-0,410	-0,127	X					
<i>Mercurialis perennis</i> L.	40,0	-0,191	-0,182	-0,229	-0,326	-0,185	-0,250	-0,358	-0,407	-0,222	-0,507	-0,612	-0,071	-0,322	-0,322	-0,222	X				
<i>Adoxa moschatellina</i> L.	13,3	-0,730	-0,753	-0,725	-0,725	-0,831	-0,877	-0,872	-0,718	-0,797	-0,906	-0,760	-0,811	-0,843	-0,500	-0,797	-0,659	X			
<i>Brachypodium sylvatica</i> (Huds.) Beauv.	6,7	-0,865	-0,864	-0,848	-0,848	-0,873	-0,838	-0,861	-0,826	-0,910	-0,860	-0,826	-0,878	-0,822	-0,870	-0,910	-0,846	-0,882	X		
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	5,6	-0,888	-0,886	-0,900	-0,873	-0,872	-0,865	-0,889	-0,886	-0,877	-0,966	-0,958	-0,875	-0,867	-0,957	-0,877	-0,897	-0,875	-1,000	X	
<i>Actaea spicata</i> L.	2,2	-0,955	-0,955	-0,975	-0,975	-0,949	-0,973	-0,944	-0,942	-0,969	-0,927	-0,956	-0,957	-0,955	-0,907	-0,969	-0,889	-0,846	-1,000	-1,000	X

Для них характерна взаємна позитивна асоційованість, яка розкриває виявлену тенденцію до спільного зростання. На противагу цьому другу групу складають види рослин (*Actaea spicata* L., *Brachypodium sylvatica* (Huds.) Beauv., *Adoxa moschatellina* L., *Mercurialis perennis* L., *Orobus vernus* L., *Galium odoratum* (L.) Scop. 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 (Tilman, 1988) про індивідуальний характер міжвидових відносин рослин на противагу думці, яка зводить різноманітність відносин рослин до деякої дифузійної конкуренції взагалі.

Розходження у взаємовідносинах видів-ценозоутворювачів і видів-інтродуцентів ілюструє рис. 8.1, на якому показано, що для першої групи видів характерна наявність повного спектру асоційованостей з іншими компонентами угруповання – від сильного відштовхування до сильної взаємної обумовленості

Види-інтродуценти, навпаки, відрізняються асоційованостями, що майже цілком перебувають у зоні негативних значень коефіцієнта асоційованості.

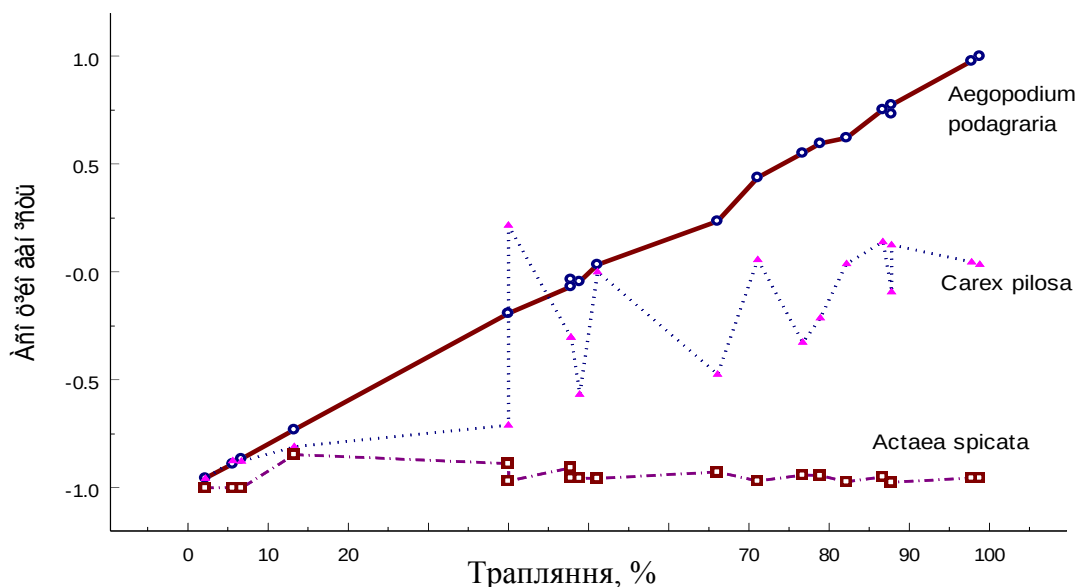


Рис. 8.1. Ценотична асоційованість рослин трав'яно-чагарничкового ярусу залежно від трапляння

Аналогічні закономірності виявляються і під час аналізу асоційованостей рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в Національному природному парку «Деснянсько-Старогутський» (табл. 8.3). 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*. Отримала підтвердження помічена раніше Л.А. Кірковою (1983) позитивна асоційованість вересу й брусниці. Через більш бореальний характер і знижене видове багатство в трав'яно-чагарничковому ярусі видами-інтродуцентами були *Urtica dioica* L., *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.

На обох розглянутих природно-заповідних територіях основними ценозоутворювачами в трав'яно-чагарничковому ярусі були клоноутворювальні рослини: *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Stellaria holostea* L., а також *Galium odoratum* Scop., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Glechoma hederacea* L., *Urtica dioica* L. У лісових асоціаціях Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» 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 рослинною асоціацією.

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. 8.4. У цій таблиці двозначна сполученість, позначена символом $\cap$, негативна – $\searrow$, позитивна – $\nearrow$, нейтральна – $\leftrightarrow$. 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 асоціаціях заказника «Банний Яр» 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-інтродуцентами з низьким траплянням.

Таблиця 8.3. Асоційованість рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових асоціаціях

Вид	Трап- ляння %	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Aegorodium podagraria</i> L.	65,7	X															
<i>Asarum europaeum</i> L.	40,0	+0,200	X														
<i>Carex pilosa</i> Scop.	40,0	+0,200	-0,736	X													
<i>Stellaria holostea</i> L.	34,7	+0,307	+0,565	+0,714	X												
<i>Convallaria majalis</i>	14,7	-0,733	-0,895	+0,647	-0,818	X											
<i>Polygonatum odoratum</i>	15,4	-0,627	-0,744	-0,800	-0,576	-0,684	X										
<i>Glechoma hederacea</i> L.	21,3	+0,573	+0,700	-0,756	-0,600	-0,636	-0,857	X									
<i>Luzula pilosa</i>	12,0	-0,760	-0,771	-0,833	-0,813	-0,889	+0,444	-0,917	X								
<i>Urtica dioica</i> L.	17,3	-0,653	-0,737	-0,759	+0,500	-0,810	-0,750	-0,929	-0,905	X							
<i>Majanthemum bifolium</i>	19,6	-0,467	+0,561	-0,619	-0,647	-0,787	-0,733	-0,750	-0,852	-0,935	X						
<i>Trientalis europaea</i>	18,7	-0,547	-0,590	-0,707	-0,636	+0,652	-0,933	-0,556	-0,920	-0,758	-0,757	X					
<i>Calluna vulgaris</i>	13,3	-	-	+0,600	-	-0,680	-0,895	-	-0,703	-	+0,429	-0,627	X				
<i>Vaccinium myrtillus</i>	48,0	-	-	-0,571	-	-0,818	-0,805	-	-0,538	-	-0,524	-0,826	+0,040	X			
<i>Molinia caerulea</i>	25,3	-	-	+0,655	-	-1,000	-0,667	-	-0,933	-	-0,879	-0,643	+0,493	+0,660	X		
<i>Calamagrostis epigeios</i>	21,3	-	-	-0,704	-	-0,846	-0,826	-	-0,760	-	-0,538	-0,600	-0,573	-0,739	-0,813	X	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	22,7	-	-	-0,714	-	-0,769	-0,833	-	-0,929	-	-0,643	-0,615	-0,547	+0,792	-0,882	-0,800	X

Примітка. Статистично недостовірні коефіцієнти асоційованості позначені знаком прочерк.

Досить великий фактичний матеріал щодо змін проектного покриття видів рослин живого надґрунтового покриву лісів дозволив перевірити гіпотезу про дифузійну конкуренцію (Джиллер, 1988) як основний контролер чисельності видів у фітоценозах. Для цього були розглянуті зміни проектного покриття кожного з досліджуваних видів у заказнику «Банний Яр», окремо за градієнтом зміни сумарного проектного покриття живого покриву. У цьому разі криві сполученості апроксимувалися прямою лінією і коефіцієнт b у рівнянні $y = a + bx$, виявлявся мірою реакції досліджуваного виду на загальний фон «Дифузійної конкуренції». Виявилося (табл. 8.4), що з 20 видів лише три (*Dentaria bulbifera* L., *Galium odoratum* L. (Scop.) *Brachypodium sylvatica*) реагують на дифузійний фон трав'яно-чагарничкового ярусу, що чинить на них конкурентний тиск.

Для двох видів (*Stellaria media* (L.) Vill., *Actaea spicata*) цей фон був нейтральним, тоді як для 15 інших (75%) дифузійний фон – сприятливо діючим чинником: у міру збільшення сумарного проектного покриття кожного з цих видів зростало. Це можна розглядати як гарну адаптованість видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу до еколого-ценотичних умов нижнього ярусу широколистяного лісу. Отже, стосовно трав'яно-чагарничкового ярусу широколистяних лісів концепція дифузійної конкуренції не одержує підтвердження. Очевидно, більше мав рацію П. Грабб (Grubb, 1992), який стверджував, що в міру вивчення фітоценотичних ефектів починається заміна простих теорій комплексними, які виявляються більш реалістичними й відповідними комплексній природі фітоценозів.

Досить 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) не є несподіваною. Останніми роками дослідники звертали увагу на важливість відносин сприяння для ценотичних процесів (Злобин, 1994; Самойлов, 1983, Bertness, 1995; Brooker, 1998; Hunter, 1999). Р. Брукер і Т. Калліган (1998) оцінювали вивчення цього типу відносин рослин як «незаслужено зневажену галузь екології».

У цілому, трав'яно-чагарничковий ярус чітко поділявся на дві групи видів – ценозоутворювачі та інтродери. Представники цих груп були пов'язані між собою залежно від видової належності відносинами конкуренції, сприяння або нейтральності. Тип цих відносин визначався індивідуальними властивостями видів рослин. Велику роль у ценотичних зв'язках рослин трав'яно-чагарничкового ярусу відіграють відносини позитивного типу, що свідчить про виявлену адаптованість рослин живого надґрунтового покриву до спільного зростання.

Таблиця 8.4. Сполученість основних видів трав'яно-чагарничкового ярусу

Вид	b	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	0,250	X																			
<i>Asarum europaeum</i> L.	0,191	∩	X																		
<i>Stellaria holostea</i> L.	0,030	∩	∩	X																	
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	0,099	↗	∩	↘	X																
<i>Glechoma hederacea</i> L.	0,089	↗	↗	↗	∩	X															
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort	0,049	∩	∩	↗	↗	∩	X														
<i>Lamium maculatum</i> (L.) L.	0,069	↗	↗	↗	↗	↗	∩	X													
<i>Urtica dioica</i> L.	0,112	↘	↗	↗	∩	↘	↗	↗	X												
<i>Viola mirabilis</i> L.	0,164	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	X											
<i>Geum urbanum</i> L.	0,023	↘	↗	↗	↘	↗	↘	↗	↗	↗	X										
<i>Carex pilosa</i> Scop.	0,066	↗	∩	↗	↘	∩	∩	↘	↘	↗	↗	X									
<i>Geranium robertianum</i> L.	0,060	↘	↗	↘	↗	↗	↗	↗	↗	↘	↗	↘	X								
<i>Dentaria bulbifera</i> L.	-0,008	↘	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↘	↗	↗	↗	X							
<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop	-0,049	↘	∩	↘	↗	↘	↘	↘	↘	↗	↘	↘	↗	↗	X						
<i>Orobus vernus</i> L.	0,051	↗	↘	↗	↗	↗	↗	↗	↘	↗	↗	↗	↗	↗	↗	X					
<i>Mercurialis perennis</i> L.	0,037	∩	∩	∩	↗	↘	↗	↘	↘	↗	↘	↗	↘	↗	↗	↗	X				
<i>Adoxa moschatellina</i> L.	0,057	↘	↗	↘	↗	↗	↗	↘	↘	↗	↗	↘	↗	↗	↗	↗	↗	X			
<i>Brachypodium sylvatica</i> (Huds.) Beauv.	-0,001	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↘	↘	↗	↘	↗	↗	↗	↗	↗	↘	X		
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	-0,000	↗	↘	↗	↗	↗	↗	↗	↘	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	X	
<i>Actaea spicata</i> L.	-0,000	↗	↘	↗	↗	↘	↗	↗	↗	↗	↗	↘	↘	↘	↗	↘	↗	↗	↗	↗	X

Примітка: ∩ – двозначна сполученість; ↘ – негативна; ↗ – позитивна; ↔ – нейтральна.

Види рослин високої чисельності не завжди формують найбільш істотну мережу асоційованостей, як це стверджується в роботі Майстера і Пікета (Myster, 1992). У суцесійних угрупованнях видами високого достатку часто є інтродери, які з переходом угруповання в клімаксовий стан знижують свою чисельність і трапляння.

Криві сполученості свідчать, що для кожної пари видів характерний індивідуальний тип відносин. Реагування трав'янистих рослин на загальний ценотичний фон трав'яно-чагарничкового ярусу був здебільшого позитивним. Такий тип реагування мав місце в 75% вивчених видів рослин у лісових асоціаціях Банного Яру, що свідчить про виявлену адаптованість трав'янистих рослин до спільного зростання.

Основна своєрідність ценотичних відносин між видами трав'яно-чагарничкового ярусу полягає в тому, що вони відбуваються на тлі вираженої едифікаторної дії верхніх ярусів лісового угруповання – дерев і чагарників. Зазначеним такі взаємовідносини принципово відрізняються від взаємовідносин, які складаються між трав'яно-чагарничковими рослинами лук та степів. Певна взаємна пригніченість видів є неминучим наслідком тенденції до зниження конкуренції завдяки взаємоадаптації. О.М. Синська (1931) називала такі пари видів *синекотипами*.

8.3. Лісові трави: фітопопуляційний моніторинг

Рослинний покрив лісових фітоценозів має складну організацію. Він багоярусний, характеризується виявленою парцелярною структурою, динамічний і чітко реагує на антропогенні дії. Людська цивілізація вступила в ХХІ століття в ситуації наростаючої глобальної екологічної кризи. Однієї 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 (Горщиків, 1999, Коржнев, 2001; Межжерин, 1996).

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 (Созинов, 1999). Після введення режиму охорони та зняття основних антропогенних навантажень на охоронних територіях

починаються відновні сукцесії. Актуальним науковим завданням є організація моніторингу стану рослинності на будь-якій території, що охороняється, та аналізу одержаної інформації з метою встановлення: а) вихідного рівня антропогенної деградації екосистем, на яких введено режим охорони, б) характеру і темпів відбудовних сукцесій рослинного покриву, в) можливості формування доантропогенних екосистем на конкретній заповідній території, г) ефективності охоронних заходів. Особливо важливий екологічний моніторинг на відновлених природно-охоронних об'єктах.

Загальний моніторинг стану лісових екосистем є одним з центральних завдань як фахівців з лісової екології, так і урядових організацій (Моніторинг стану, 2002). 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. Нерідко 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. Ці 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 місць життя. 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 чисельності, 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 (Циліурік та ін., 2010).

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. 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 наведена на рис. 8.2.

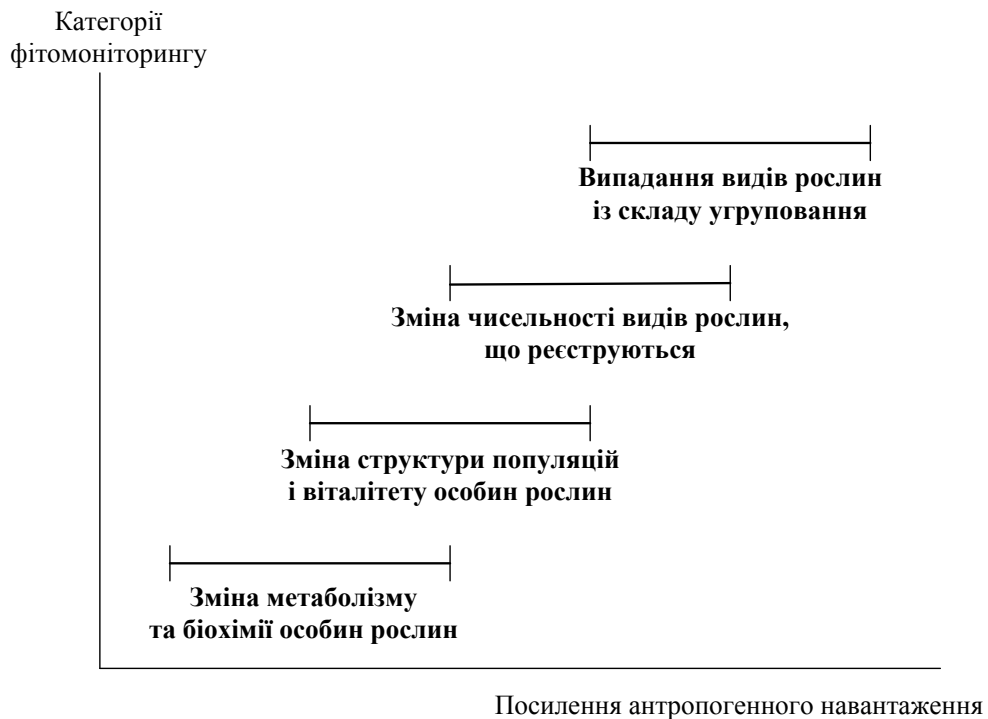


Рис. 8.2. Категорії фітомоніторингу та параметри

Як бачимо зі схеми, наведеної на рис. 8.2, 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 засвідчується 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, менш руйнівні для угруповання. Ще більш чутливе 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 ценозоутворювальних видів трав'яних рослин, що домінують у нижньому ярусі найбільш поширених тут дубових і соснових лісів Деснянсько-Старогутського національного природного парку (Панченко, 1998; Стейн, 2000). Об'єктами для детального моніторингу були обрані: яглиця звичайна, копитняк європейський, зірочник ланцетоподібний, осока волосиста, верес звичайний, моління голуба, чорниця, брусниця. Моніторинг популяцій цих видів рослин здійснювався у 27 лісових асоціаціях. Дані цього моніторингу є вихідними для відстеження подальшої динаміки структури популяцій видів живого надґрунтового покриву. Повторний моніторинг буде здійснено через 10 років, тобто у 2010–2011 рр. Усього моніторингом охоплено вісім видів рослин нижніх ярусів лісів Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський».

На підставі результатів фітомоніторингу були розраховані індекс віковості і генеративності популяцій за розробленими нами формулами, індекси дельта й омега за Л.А. Животовським (2001). Онтогенетичні типи популяцій визначалися за Т.А. Работновим і Л.А. Животовським, індекс віталітет популяцій Q і віталітетний тип популяції – за Ю.А. Злобіним (2009).

Розглянемо основні параметри популяцій рослин, що вивчаються.

Популяції *Carex pilosa* були вивчені в трьох типах лісу (табл. 8.5). 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 ас. *Querceto-Pinetum caricosum (pilosae)*). Для всіх популяцій був характерний високий індекс генеративності (від 37 до 60%).

Таблиця 8.5. Особливості популяційної структури *Carex pilosa* станом на 1999–2000 рр.

Асоціація	Параметри онтогенетичної структури популяції				Параметри віталітетної структури популяції	
	I _{віков}	I _{генер}	Δ/ω	тип популяції	Q	тип популяції
Quercetum coryloso-caricosum (pilosae)	0,79	37,0	0,43/0,59	Нормальна Перехідна	0,26	Рівноважна
Quercetum stellarioso-caricosum (pilosae)	0,94	46,0	0,45/0,64	Нормальна Перехідна	0,28	Рівноважна
Querceto-Pinetum caricosum (pilosae)	1,0	60,0	0,43/0,65	Нормальна Перехідна	0,35	Процвітаюча

Популяції *Aegopodium podagraria* широко представлені в різних асоціаціях лісових масивів Національного парку «Деснянсько-Старогутський», але найбільш характерні вони для двох дубових і однієї соснової асоціації (табл. 8.6). У цих асоціаціях 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 8.6. Особливості популяційної структури *Aegopodium podagraria* станом на 1999–2000 рр.

Асоціація	Параметри онтогенетичної структури популяції				Параметри віталітетної структури популяції	
	I _{віков}	I _{генер}	Δ/ω	тип популяції	Q	тип популяції
Quercetum coryloso-aegopodiosum	0,30	7,0	0,30/0,45	Нормальна Молода	0,23	Рівноважна
Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum	0,28	11,0	0,29/0,47	Нормальна Молода	0,39	Процвітаюча
Pinetum coryloso-aegopodiosum	0,36	12,0	0,33/0,48	Нормальна Молода	0,26	Рівноважна

Популяції *Asarum europaeum*, як і популяції попереднього виду, найбільш характерні для дубових і соснових асоціацій (табл. 8.7). За онтогенетичним типом вони нормальні і перехідні від зрілих до старіючих. Тому в усіх трьох популяціях досить висока генеративність (від 37 до 46%). За віталітетним типом одна популяція процвітаюча (в ас. *Quercetum coryloso-asarosum*), дві інші – рівноважні.

Таблиця 8.7. Особливості популяційної структури *Asarum europaeum* станом на 1999–2000 рр.

Асоціація	Параметри онтогенетичної структури популяції				Параметри віталітетної структури популяції	
	I _{віков.}	I _{генер.}	Δ/ω	тип популяції	Q	тип популяції
<i>Quercetum coryloso-asarosum</i>	0,60	46,0	0,35/0,36	Нормальна Перехідна	0,35	Процвітаюча
<i>Querceto-Pinetum coryloso-asarosum</i>	0,65	33,3	0,39/0,54	Нормальна Перехідна	0,28	Рівноважна
<i>Pinetum coryloso-asarosum</i>	0,53	37,3	0,35/0,54	Нормальна Перехідна	0,32	Рівноважна

Особливості популяцій *Stellaria holostea* наведені в табл. 8.8. Очевидно, що всі три вивчені популяції є нормальними, перехідними від зрілих до старіючих. Про це свідчать високі індекси генеративності й віковості цих популяцій. Віталітет усіх трьох популяцій різний. Найбільш високий індекс Q в популяції в ас. *Querceto-Pinetum stellariosum*.

Таблиця 8.8. Особливості популяційної структури *Stellaria holostea* станом на 1999–2000 рр.

Асоціація	Параметри онтогенетичної структури популяції				Параметри віталітетної структури популяції	
	I _{віков.}	I _{генер.}	Δ/ω	тип популяції	Q	тип популяції
<i>Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum</i>	0,63	44,0	0,39/0,61	Нормальна Перехідна	0,27	Рівноважна
<i>Quercetum coryloso-caricoso (pilosae)-stellariosum</i>	0,62	24,0	0,40/0,53	Нормальна Перехідна	0,15	Депресивна
<i>Querceto-Pinetum stellariosum</i>	1,82	56,3	0,49/0,65	Нормальна Перехідна	0,37	Процвітаюча

Популяції *Molinia caerulea* властиві деяким сосновим, сосново-дубовим і березово-соснових лісом (табл. 8.9). В усіх випадках це нормальні, за термінологією Т.А. Работнова, молоді популяції. У різних типах лісу їх віталітет різний. Найбільш високий він в ас. Pinetum molinosum, а низький – у ас. Betuleto-Pinetum molinosum. Очевидно, що *Molinia caerulea* негативно реагує на режим освітленості у хвойно-листяних деревостоях і на опад листяних порід.

Таблиця 8.9. Особливості популяційної структури *Molinia caerulea* станом на 1999–2000 рр.

Асоціація	Параметри онтогенетичної структури популяції				Параметри віталітетної структури популяцій	
	I _{віков}	I _{генер}	Δ/ω	тип популяції	Q	тип популяції
Pinetum molinosum	0,13	11,3	0,22/0,48	Нормальна Молода	0,37	Процвітаюча
Querceto-Pinetum molinosum	0,13	5,0	0,22/0,44	Нормальна Молода	0,14	Депресивна
Betuleto-Pinetum molinosum	0,25	7,0	0,28/0,45	Нормальна Молода	0,29	Рівноважна

Популяції *Calluna vulgaris* зафіксовано в соснових і сосново-листяних типах лісу (табл. 8.10). Це завжди молоді популяції з індексом віковості 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 (з ас. Querceto-Pinetum hylocomiosum) – процвітаюча. В основному *Calluna vulgaris* приурочений до досить світлих лісових масивів з низькою зімкнутістю деревостоїв.

Таблиця 8.10. Особливості популяційної структури *Calluna vulgaris* станом на 1999–2000 рр.

Асоціація	Параметри онтогенетичної структури популяції				Параметри віталітетної структури популяції	
	I _{віков}	I _{генер}	Δ/ω	Тип популяції	Q	Тип популяції
Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum	0,09	6,0	0,19/0,45	Нормальна Молода	0,27	Рівноважна
Pinetum callunoso-hylocomiosum	0,16	5,0	0,23/0,45	Нормальна Молода	0,25	Рівноважна
Querceto-Pinetum hylocomiosum	0,11	4,0	0,20/0,44	Нормальна Молода	0,36	Процвітаюча

Популяції *Vaccinium myrtillus* широко представлені в низці асоціацій Національного парку «Деснянсько-Старогутський». Їх детальне вивчення було проведене в шести асоціаціях (табл. 8.11). За онтогенетичним типом, у розумінні Т.А. 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 0,12–0,41, а віталітетний тип популяції – від депресивного до процвітаючого). Значною мірою змінюється залежно від типу лісу й генеративність цих популяцій.

У табл. 8.12 наведені параметри онтогенетичної та віталітетної структури популяцій *Vaccinium vitis-idaea*. В усіх п'яти асоціаціях, де вивчалися популяції цього виду, вони мають низьку віковість і низьку генеративність, тому класифікуються як молоді, нормальні. Однак віталітет у них різний. Процвітаючі популяції зареєстровані в асоціаціях Pinetum vaccinioso-myrtillosum і Querceto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum. Депресивна популяція – в ас. Pinetum vaccinioso-hylocomiosum.

Таблиця 8.11. Особливості популяційної структури *Vaccinium myrtillus* станом на 1999–2000 рр.

Асоціація	Параметри онтогенетичної структури популяції				Параметри віталітетної структури популяції	
	I _{віков}	I _{генер}	Δ/ω	тип популяції	Q	тип популяції
Pinetum myrtillosum	0,75	27,0	0,39/0,65	Нормальна Перехідна	0,39	Процвітаюча
Betuletum myrtillosum	0,76	53,0	0,39/0,64	Нормальна Перехідна	0,39	Процвітаюча
Pinetum myrtilloso-hylocomiosum	0,58	18,0	0,40/0,51	Нормальна Перехідна	0,12	Депресивна
Pinetum myrtilloso-moliniosum	0,81	65,0	0,38/0,69	Нормальна Перехідна	0,41	Процвітаюча
Betuletum myrtilloso-moliniosum	0,31	32,0	0,30/0,56	Нормальна Перехідна	0,28	Рівноважна
Querceto-Pinetum myrtilloso-convallariosum	0,47	34,0	0,34/0,56	Нормальна Перехідна	0,26	Рівноважна

Таблиця 8.12. Особливості популяційної структури *Vaccinium vitis-idaea* станом на 1999–2000 рр.

Асоціація	Параметри онтогенетичної структури популяції				Параметри віталітетної структури популяції	
	I _{віков.}	I _{генер.}	Δ/ω	тип популяції	Q	тип популяції
Pinetum vaccinioso-myrtilloso-hylocomiosum	0,19	5,0	0,25/0,44	Нормальна Молода	0,24	Рівноважна
Pinetum vaccinioso-myrtillosum	0,32	12,0	0,30/0,47	Нормальна Молода	0,34	Процвітаюча
Betuleto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum	0,29	5,0	0,29/0,44	Нормальна Молода	0,28	Рівноважна
Querceto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum	0,23	12,0	0,27/0,48	Нормальна Молода	0,35	Процвітаюча
Pinetum vaccinioso-hylocomiosum	0,20	1,0	0,25/0,42	Нормальна Молода	0,12	Депресивна

У цілому, матеріали, наведені в табл. 8.5–8.12, 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 асоціацій 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 домінантів нижніх ярусів лісу і дозволяє припускати успішний хід відновлювальної сукцесії в основних лісових асоціаціях Деснянсько-Старогутського національного природного парку.

Відмінності в стані популяцій вивчених лісових трав і чагарничків, встановлені в різних синтаксонів, 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 забрудники. 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 (Ewald, 2000).

Отже, фітопопуляційний моніторинг є однією з важливих складових у стійкому збереженні та відновленні біоти природоохоронних територій. Доцільно рекомендувати цей тип моніторингу для всіх природно-заповідних об'єктів України.

8.4. Прогнозування розвитку популяцій

Питання прогнозування розвитку біосистем на основі різного типу моделей здавна привертають увагу дослідників (Мауринь, 1971; Самойлов, 1985; Слободян, 1988 та ін.), зважаючи на їхню величезну практичну значущість. Для прогнозування біосистем у зв'язку з цим було запропоновано значну кількість різних підходів і методів (Джефферс, 1981; Розенберг, 1984 та ін.). У цілому, сучасні дослідники дедалі більшого значення в сукцесіях фітоценозів і динаміці популяцій надають активній взаємодії видів рослин, що знаходяться на одному трофічному рівні (Смелянський, 1993). Згідно з відцентровою моделлю Кедді (Keddy, 1990) відбувається закономірне витіснення з угруповань безлічі слабких у конкурентному плані видів рослин видами більш потужними.

Теоретичні основи моделювання популяційних процесів, окремого випадку загального моделювання біосистем були сформульовані

Ю.А. Злобіним (1989). Принциповою особливістю популяцій є те, що вони одночасно є і автономними генетичними системами, і частиною ценотичної системи. При моделюванні популяційних процесів слід урахувати такі параметри, як

- а) індивідуальність кожної популяції, що полягає у своєрідності життєвої стратегії, яка реалізується цією популяцією;
- б) гетерогенність складу популяції;
- в) стан репродуктивного процесу в популяції;
- г) ценотичні зв'язки популяції.

Моделювання популяцій видів рослин живого надґрунтового покриву має свої особливості. Очевидно, що в однорічних рослин весь онтогенез укладається в один вегетаційний період, тому особливості структури популяцій 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 (Crawley, 1990). На відміну від цього в багаторічників, які становлять основу трав'яно-чагарничкового ярусу, покоління накладаються один на одного і в популяції одночасно є наявними особини різних вікових станів. Цю своєрідність популяційних процесів багаторічних трав і чагарничків трав'яно-чагарничкового ярусу необхідно враховувати при моделюванні.

За істотного спрощення популяційних процесів чисельність особин у популяції можна визначати за простою моделлю (Watkinson, 1986)

$$N_{n+1} = N + B + D + I - E$$

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 популяцій визначається співвідношенням раметів, що з'являються та відмирають (Harper, 1978).

Сама по собі динаміка видів рослин, що домінують у трав'яно-чагарничковому ярусі, визначається такими чинниками:

А. Автономними популяційними процесами – такими, як: виробництво насіння, зачатків вегетативного розмноження, щільністю популяції тощо.

В. Внутрішньовидовою конкуренцією за територію і ресурси.

С. Міжвидовою конкуренцією, і в першу чергу – стосунками з основними провідними едфікаторами співтовариства, якими є деревні лісоутворювальні породи.

Д. Фітофагами і хворобами рослин.

Е. Загальним трендом сукцесії фітоценозу, у межах якого розміщена ця популяція.

Одним із найбільш ефективних методів моделювання популяційних процесів є метод, заснований на марківських процесах (Usher, 1981). Цей метод базується на уявленні про динаміку популяції як закономірний упорядкований процес, у якому можна оцінити ймовірність переходу популяції з одного стану в інший. При практичному використанні марківських моделей необхідно мати дані про дискретні стани, у яких можуть знаходитися особини рослин як елементи, що складають популяцію. Такими дискретними станами є вікові і віталітетні стани. Необхідні також дані про ймовірність переходу особин рослин з одного стану в інший.

Оскільки вікові та віталітетні стани рослин за методом їх визначення є дискретними і, відповідно, поділяються на: а) вікові стани на 10–11 градацій; б) віталітетні на 3 градації, то в частині застосування методу не викликає труднощів.

Складніше оцінити перехід популяції в цілому зі стану S_i до стану S_j з урахуванням того, що шлях, за допомогою якого популяція досягала стану S_i , не має значення. Крім того, метод припускає, що сама по собі ймовірність переходів P_{ij} особин з одного стану до іншого за період часу, на який складається прогноз, залишається постійними. При виконанні цих передумов моделі Маркова мають високу прогностичну здатність.

Проте реальний досвід використання моделей і прогнозів у фітоценології й екології рослин показав, що прогностична здатність більшості таких складних абстрактних моделей досить низька. Я.П. Дідух (1996) 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 в такому напрямі ми в нашій роботі зробили спробу підійти до прогностичних моделей популяцій видів рослин, що вивчалися.

Розроблення прогностичних моделей в цьому разі 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 30 років. Для реалізації цієї програми 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.

Як прогнозовані параметри популяції використовувалися два параметри популяції, що якнайповніше розкривають загальний статус: по-перше, віталітетна структура популяції у формі індексу її якості Q і, по-друге, вікова структура популяції у формі індексу віковості $I_{\text{віков}}$, який відображає співвідношення процесів відновлення й старіння в популяції.

Результати дослідження показали, що найбільший вплив на стан популяцій восьми вивчених видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу мають абсолютний вік деревостою і міра його зімкнутості. На основі узагальнення матеріалу щодо всіх восьми видів рослин і 27 рослинних асоціацій встановлено, що залежність віталітетної структури популяцій трав'яно-чагарничкового ярусу від віку деревостану (AGE) відповідає лінійному регресійному рівнянню

$$Q = -0,146 + 0,007 \text{ AGE},$$

тобто вона має тенденцію зростати зі збільшення віку деревостою (рис. 8.3).

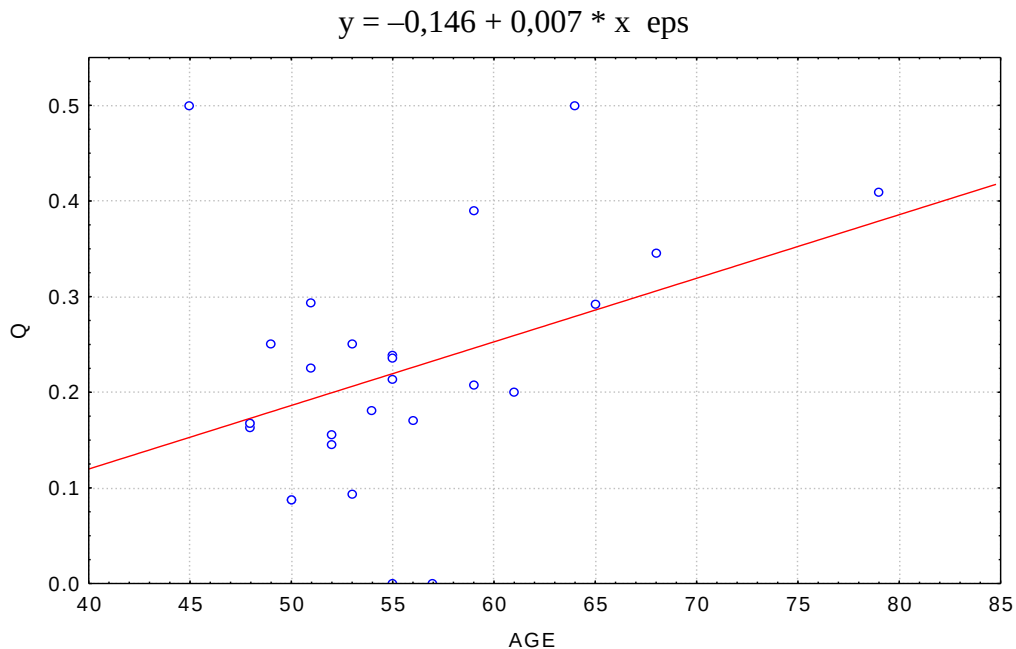


Рис. 8.3. Зміна індексу віталітетної структури Q трав'яно-чагарничкового ярусу залежно від віку деревостану (AGE – календарний вік деревостану)

Залежність віталітетної структури популяцій від зімкнутості деревостою (CLOSE) відповідає рівнянню

$$Q = 0,181 + 0,07 \text{ CLOSE},$$

тобто також має тенденцію до зростання (рис. 8.4).

У свою чергу? встановлена статистично достовірна залежність віковості популяцій $I_{\text{віков}}$ як від календарного віку деревостану, так і від його зімкнутості. Залежність $I_{\text{віков}}$ від віку деревостою має вигляд:

$$I_{\text{віков}} = 3,426 - 0,043 \text{ AGE}.$$

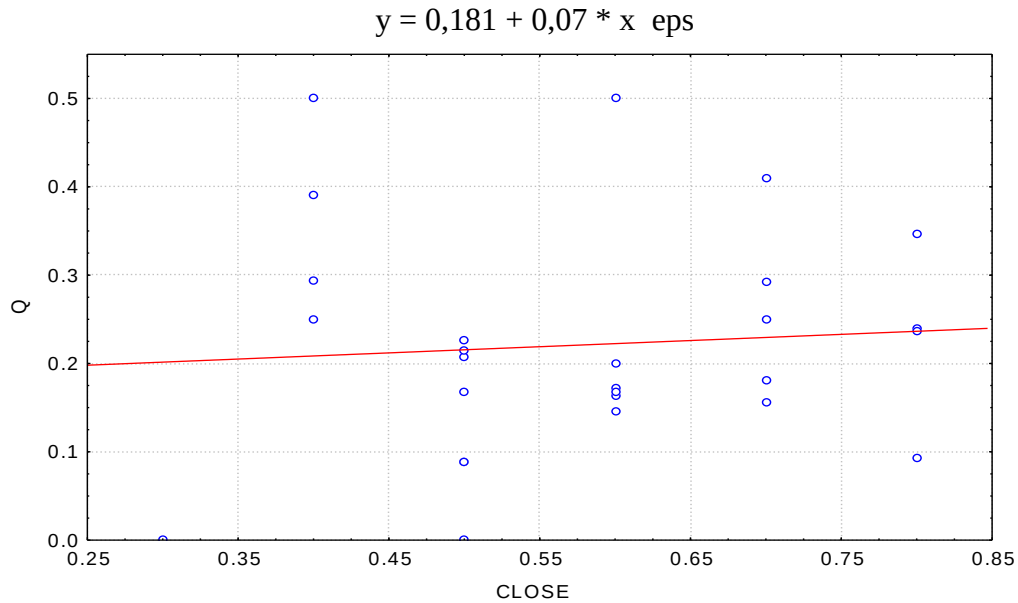


Рис. 8.4. Зміна індексу віталітетної структури Q трав'яно-чагарничкового ярусу залежно від віку зімкнутості деревостану (CLOSE – зімкнутість деревостану)

Оскільки менші значення $I_{\text{віков}}$ популяцій свідчать про переважання в популяції поновлювальних процесів, то це регресійне рівняння вказує на омолодження популяцій в старіших деревостанах унаслідок збільшення в них частки догенеративних рослин при зменшенні частки постгенеративних (рис. 8.5).

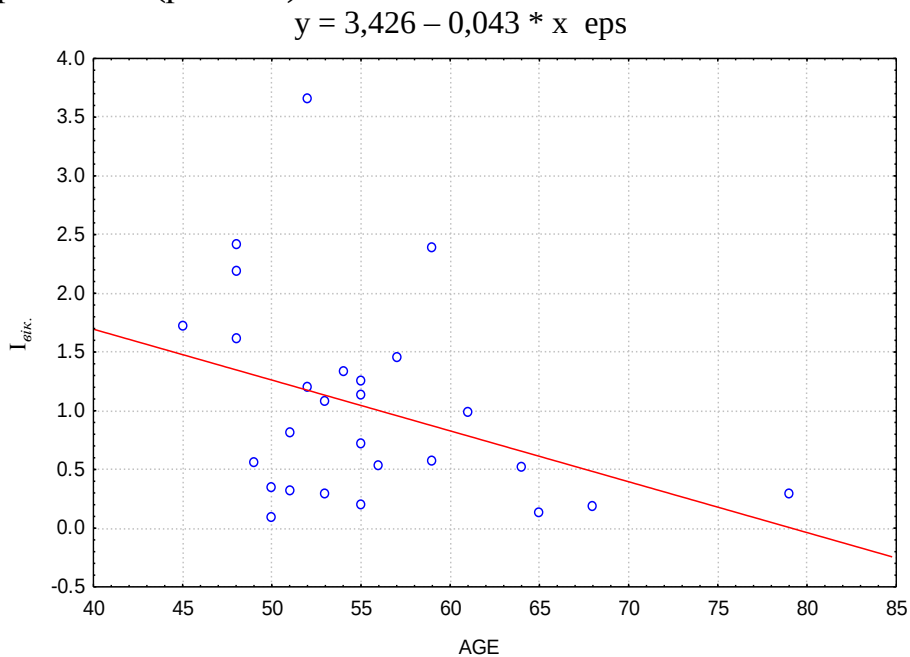


Рис. 8.5. Зміна віковості популяцій $I_{\text{віков}}$ трав'яно-чагарничкового ярусу залежно від календарного віку деревостану (AGE – календарний вік деревостану)

Залежність віковості популяцій $I_{\text{віков}}$ від зімкнутості відповідає лінійному рівнянню регресії вигляду:

$$I_{\text{віков}} = 1,209 - 0,302 \text{ CLOSE},$$

тобто при підвищенні зімкнутості покриву деревостану в популяціях процеси відновлення починають переважати над процесами відмирання й загальна їх віковість популяцій має тенденцію зменшуватися (рис. 8.6).

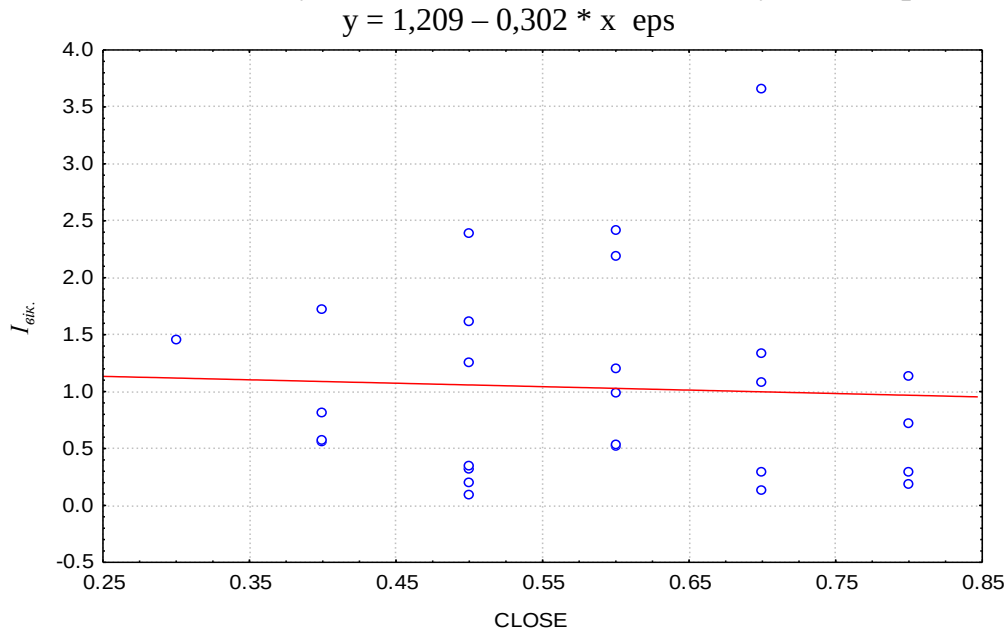


Рис. 8.6. Зміна віковості популяцій $I_{\text{віков}}$ трав'яно-чагарничкового ярусу залежно від зімкнутості деревостану (CLOSE – зімкнутість деревостану)

Виявлена система часткових залежностей може бути подана системою рівнянь множинної лінійної регресії вигляду:

$$Q = -0,134 - 0,0576 \text{ CLOSE} + 0,007 \text{ AGE}$$

і

$$I_{\text{віков.}} = 3,313 + 0,549 \text{ CLOSE} - 0,047 \text{ AGE}$$

У свою чергу аналіз геоботанічних описів і лісотаксаційних матеріалів для обстежених лісових асоціацій Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» показав, що в них має місце тенденція зміни структури деревостану, а саме: зростання зімкнутості покриву в міру збільшення календарного віку лісоутворювальної деревної породи. Вона відповідає рівнянню

$$\text{CLOSE} = 0,206 + 0,0068 \text{ AGE},$$

тобто при зростанні календарного віку деревостану на кожні 10 років зімкнутість збільшується на 0,07 одиниці.

Отже, з'являється можливість розрахувати як віталітет популяцій Q , так і їх віковість $I_{\text{віков}}$ для будь-якого сполучення віку деревостою і його зімкнутості. 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 клоноутворювальних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу.

Виявлена на основі наведених вище рівнянь загальна тенденція динаміки популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу, що вивчаються, перебуває на найближчі 30 років у поліпшенні віталітетної структури популяцій з їх переходом за станами віталітету від депресивних популяцій до рівноважних і потім до процвітаючих. Відповідно, індекс віталітетної структури популяцій Q має виявлену тенденцію до збільшення. Одночасно як загальну тенденцію в динаміці популяцій можна прогнозувати зниження індексу їх віковості $I_{\text{віков.}}$, що означає посилення в популяціях процесів омолодження та відновлення.

При цьому необхідно враховувати, що, крім параметрів деревостану, на загальну картину тенденцій в змінах структури популяцій накладається індивідуальна екологічна реакція конкретних видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу на зміну лісового екологічного середовища. Зокрема, через неоднакову тінювитривалість і стійкість до кореневої конкуренції з деревостоєм різні види рослин трав'яно-чагарничкового ярусу по-різному й суто індивідуально реагують на збільшення календарного віку деревостою та зміну його зімкнутості. Тому прогнози стану популяцій на найближчі 30 років нами були виконані окремо для кожного з восьми видів рослин, що вивчалися, й окремо для кожної лісової асоціації. У їх основу були покладені індивідуальні рівняння регресії залежності індексів Q і $I_{\text{віков.}}$ від віку деревостою та його зімкнутості у формі

$$Q = a + b \text{ AGE}$$

$$Q' = a + b \text{ CLOSE}$$

і

$$I_{\text{віков.}} = a + b \text{ AGE}$$

$$I_{\text{віков.}}' = a + b \text{ CLOSE.}$$

Отримана на основі фактичних даних і використана для розрахунку система лінійних регресійних рівнянь виконана для кожного з восьми видів рослин окремо.

Порядок розрахунків для кожного з видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу, що вивчаються, був таким. Спочатку на підставі рівняння регресії розраховувалися напрям і абсолютна зміна значення індексу Q для періоду часу $n + 10$ років, тобто при збільшенні календарного віку деревостою на 10 років. Потім обчислювався напрямок і зміна індексу Q' при зростанні зімкнутості деревостану на 0,07 одиниць, що дорівнює збільшенню календарного віку деревостану на 10 років. На підставі цих двох оцінок визначалася підсумкова прогнозована зміна індексу Q за період $n + 10$ років. За такою самою методикою

здійснювалося прогнозування значення індексу Q і за періоди $n + 20$ і $n + 30$ років.

Обчислення підсумкових прогнозованих змін за шкалою часу значень індексу віковості популяцій $I_{\text{віков}}$ здійснювалося в аналогічний спосіб.

Результати цих розрахунків наведені в табл. 8.10. Отримані прогнозні значення індексів Q і $I_{\text{віков}}$ розраховані на основі точних статистичних даних на основі вихідних відомостей про стан популяцій і знайдених залежностей між різними їх параметрами та статистично достовірними. Проте їх не можна розглядати як абсолютно точні та вичерпні. Очевидно, що на майбутній стан популяцій, крім віку деревостану і зімкненості її покриву, впливає й велика група інших факторів, які не враховувались і не могли враховуватися в здійсненому дослідженні. До таких факторів належать: а) ценотичні відносини видів клоноутворювальних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу з іншими видами лісових ценозів, що знаходяться в одному ярусі з ними; б) зміни екологічного режиму в лісовій асоціації, викликані погодними флюктуаційними коливаннями метеорологічних факторів та їх багаторічними трендами; в) дотримання режиму охорони територій Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» з вилученням таких факторів, як витоптування, збір ягід та грибів, інші рекреаційні дії; г) вплив на трав'яно-чагарничковий ярус у Національному природному парку «Деснянсько-Старогутський» динамічних змін чисельності та видового складу різноманітних груп тварин-фітофагів.

Проте знайдені нами прогнозні параметри стану популяцій живого надгрунтового покриву можуть бути корисними, оскільки вони розкривають основні тенденції в динаміці популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу. Щодо видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу, що вивчаються, як видно з даних табл. 8.13, вони мають такі основні тенденції зміни популяцій.

***Aegopodium podagraria*.** В усіх трьох лісових асоціаціях популяції яглиці мають тенденцію до підвищення рівня віталітету. Швидше буде процес проходити в асоціації *Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum*, де якість популяції яглиці вже через 10 років наблизиться до максимальної, а найповільніше – в асоціації *Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum*, у якій тільки через 30 років популяція досягне рівня рівноважної. Початково усі популяції яглиці є інвазійними, оскільки в них $I_{\text{віков}}$ нижче ніж 1,0.

З часом процес відновлення й появи нових парціальних кущів *Aegopodium podagraria* догенеративного стану буде в асоціаціях *Guerceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum* і *Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum*.

Таблиця 8.13. Прогноз стану популяцій восьми видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в Національному природному парку «Деснянсько-Старогутський» на період 10, 20 і 30 років

Асоціації і спрогнозовані параметри		Початкові значення	+10 років	+20 років	+30 років
<i>Aegopodium podagraria</i>					
Асоціація I	Q	0,200	0,292	0,384	0,476
	I _{віков}	0,980	0,661	0,342	0,023
Асоціація II	Q	0,409	0,500	0,500	0,500
	I _{віков}	0,290	0	0	0
Асоціація III	Q	0,093	0,185	0,277	0,369
	I _{віков}	0,290	0	0	0
<i>Asarum europaeum</i>					
Асоціація I	Q	0,346	0,500	0,500	0,500
	I _{віков}	0,180	0	0	0
Асоціація II	Q	0,292	0,460	0,500	0,500
	I _{віков}	0,130	0	0	0
Асоціація III	Q	0,207	0,375	0,500	0,500
	I _{віков}	2,390	0	0	0
<i>Carex pilosa</i>					
Асоціація I	Q	0,163	0,277	0,391	0,500
	I _{віков.}	2,190	0	0	0
Асоціація II	Q	0,250	0,364	0,478	0,500
	I _{віков}	1,080	0	0	0
Асоціація III	Q	0,239	0,353	0,467	0,500
	I _{віков}	1,130	0	0	0
<i>Calluna vulgaris</i>					
Асоціація I	Q	0,167	д	д	д
	I _{віков}	1,610	0	0	0
Асоціація II	Q	0,088	д	д	д
	I _{віков}	0,090	0	0	0
Асоціація III	Q	0,500	д	д	д
	I _{віков}	1,720	0	0	0
<i>Molinia caerulea</i>					
Асоціація I	Q	0,145	д	д	д
	I _{віков}	1,190	2,948	4,706	6,464
Асоціація II	Q	0,181	0,090	д	д
	I _{віков}	1,330	3,088	4,846	6,604
Асоціація III	Q	0,250	0,078	д	д
	I _{віков}	0,560	2,318	4,076	5,834

Продовження табл. 8.5

Асоціації і спрогнозовані параметри		Початкові значення	+10 років	+20 років	+30 років
<i>Stellaria holostea</i>					
Асоціація I	Q	0,236	д	д	д
	I _{біков}	0,720	0	0	0
Асоціація II	Q	0,156	д	д	д
	I _{біков}	3,650	2,771	1,892	1,013
Асоціація III	Q	0,226	д	д	д
	I _{біков}	0,310	0	0	0
<i>Vaccinium myrtillus</i>					
Асоціація I	Q	0	0,500	0,500	0,500
	I _{біков}	1,450	0,596	0	0
Асоціація II	Q	0,500	0,500	0,500	0,500
	I _{біков}	0,510	0	0	0
Асоціація III	Q	0	0,500	0,500	0,500
	I _{біков}	1,250	0,396	0	0
Асоціація IV	Q	0,390	0,500	0,500	0,500
	I _{біков}	0,570	0	0	0
Асоціація V	Q	0,171	0,500	0,500	0,500
	I _{біков}	0,530	0	0	0
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>					
Асоціація I	Q	0,294	0,352	0,410	0,468
	I _{біков}	0,810	0	0	0
Асоціація II	Q	0,088	0,146	0,204	0,262
	I _{біков}	0,340	0	0	0
Асоціація III	Q	0,214	0,272	0,330	0,388
	I _{біков}	0,200	0	0	0
Асоціація IV	Q	0,167	0,225	0,283	0,341
	I _{біков}	2,410	0,470	0	0

Примітка: д – депресивний стан популяції.

***Asarum europaeum*.** Початково в копитняка дві популяції за віталітетною структурою є рівноважними і одна процвітаючою. На прогнозований період 30 років можна очікувати, що процвітаюча популяція з асоціації *Quercetum coryloso-asarosum* збереже значення індексу Q близькими до свого максимуму 0,500. Обидві рівноважні популяції копитняка мають виявлену тенденцію до переходу в процвітаючі. Копитняк – рослина високої тіньовитривалості. В умовах підвищення віку деревостану і збільшення зімкнутої деревного покриву він, безперечно, отримає перевагу над іншими видами рослин трав'яно-чагарничкового ярусу. В асоціації *Querceto-Pinetum asarosum* на зміну

панівним нині процесам старіння придуть процеси відновлення і в популяції стануть домінувати догенеративні парціальні кущі. Збережеться інвазійний характер популяцій копитняка в асоціаціях *Pinetum coryloso-asarosum* і *Quercetum coryloso-asarosum*.

***Carex pilosa*.** В усіх трьох популяціях осоки волосистої прогноз вказує на підвищення рівня віталітету популяцій. Цей процес буде більше виявлений в асоціаціях *Quercetum coryloso-caricosum* і *Betuleto-Quercetum coryloso-caricosum*, чому сприятимуть процеси їх омолодження, які відбуваються винятково швидко в усіх трьох популяціях осоки. Уже до закінчення першого десятиліття існування лісових асоціацій з *Carex pilosa* в усіх знизиться частка постгенеративних парціальних кущів. Переважатимуть процеси омолодження популяцій.

***Calluna vulgaris*.** З трьох розглянутих популяцій вересу дві є депресивними і лише одна – процвітаючою. На підставі прогнозних моделей популяцій вересу і з урахуванням його світлочутливості можна очікувати, що в міру старіння й зімкнення деревостоїв якість популяцій вересу швидко падатиме. Значення індексу Q почне наближатись до мінімуму. Можливе й повне випадання популяцій вересу з розглянутої групи лісових асоціацій. Це буде пов'язане з тим, що старі рослини з популяцій випадатимуть, а переважання в них догенеративних особин надасть популяціям вересу, що збереглися, різко виявлений характер інвазійних.

***Molinia caerulea*.** У початковому стані з трьох популяцій молінії дві є рівноважними і одна депресивною. У найближчі 30 років на підставі прогнозних регресійних моделей можна очікувати погіршення віталітетного складу усіх трьох популяцій молінії. Найбільш інтенсивно цей процес відбуватиметься в асоціації *Pinetum moliniosum*. Погіршення віталітетної структури популяцій молінії супроводжуватиметься зниженням у них частки старих генеративних і сенільних особин. Популяції, що збереглися, матимуть інвазивний характер з переважанням в них догенеративних рослин. Швидше за все, у цей процес супроводжуватиметься й зниженням чисельності рослин у популяціях молінії.

***Stellaria holostea*.** Віталітетна структура популяцій зірочника в лісах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» в початковому стані відповідає низьким значенням індексу Q. У перспективі на найближчі 30 років значення індексу Q ще більше зменшаться, і депресивний характер цих популяцій буде виявлений контрастніше. У двох популяціях зірочника з асоціацій *Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum* і *Querceto-Pinetum stellariosum* навіть посилиться їх інвазивний характер та збережеться з переважанням в них догенеративних рослин. На відміну від цього в популяції зірочника з асоціації *Quercetum coryloso-caricosum*

stellariosum збережеться переважання старих генеративних і субсенільних парціальних кущів, хоча тенденція до омолодження цієї популяції матиме місце і частка догенеративних рослин в ній може дещо збільшитися.

***Vaccinium myrtillus*.** У вивчених лісових асоціаціях популяції чорниці дуже різноманітні за структурою: у початковому стані дві з них процвітають, дві депресивні і одна рівноважна. Процвітають популяції чорниці на прогнозований період 30 років мають тенденцію до збереження своїх якостей. Рівноважна популяція з асоціації Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum перейде до категорії процвітаючої. Різко зросте рівень віталітетної структури й нинішніх депресивних популяцій чорниці. Ліси-чорничники, очевидно, прогресивно розвиватимуться на території Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський». Цей процес супроводжуватиметься омолодженням популяцій чорниці. Індекс старіння $I_{\text{віков}}$ в усіх п'яти популяціях має тенденцію до швидкого зменшення, що вказує на перспективу зниження в популяціях старих генеративних і сенільних парціальних кущів чорниці при зростанні поновлювальних процесів.

***Vaccinium vitis-idaea*.** В усіх чотирьох популяціях брусниці упродовж 30-річного періоду відбуватиметься процес поліпшення їх віталітетної структури з переходом популяцій за категоріями якості від депресивних до рівноважних, від рівноважних до процвітаючих. Найбільш швидким цей процес буде в асоціації Pinetum vaccinioso-myrtillosum. Досить вираженими очікуються й процеси омолодження популяцій брусниці зі зменшенням в них частки старих особин і збільшенням частки передгенеративних.

Лінійні рівняння, які використовувались для прогнозу динаміки популяцій рослин на період до 30 років, наведені в табл. 8.14.

Таблиця 8.14. Система рівнянь лінійної регресії, які використовувались для прогнозування стану популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу на період 10, 20 і 30 років

<i>Aegopodium podagraria</i>
$Q = 0,542 + 0,012 \text{ AGE}$
$Q' = 0,609 - 0,535 \text{ CLOSE}$
$I_{\text{віков}} = 0,937 - 0,006 \text{ AGE}$
$I_{\text{віков}}' = 2,935 - 3,450 \text{ CLOSE}$
<i>Asarum europaeum</i>
$Q = 0,695 + 0,015 \text{ AGE}$
$Q' = 0,024 + 0,458 \text{ CLOSE}$
$I_{\text{віков}} = 17,814 - 0,264 \text{ AGE}$
$I_{\text{віков}}' = 6,186 - 7,929 \text{ CLOSE}$

Продовження табл. 8.14

<i>Carex pilosa</i>
$Q = 0,413 + 0,012 \text{ AGE}$
$Q' = 0,049 + 0,380 \text{ CLOSE}$
$I_{\text{біков}} = 10,047 - 0,165 \text{ AGE}$
$I_{\text{біков}}' = 5,177 - 5,300 \text{ CLOSE}$
<i>Calluna vulgaris</i>
$Q = 4,287 - 0,085 \text{ AGE}$
$Q' = 1,990 - 3,725 \text{ CLOSE}$
$I_{\text{біков}} = 15,591 - 0,303 \text{ AGE}$
$I_{\text{біков}}' = 5,500 - 8,700 \text{ CLOSE}$
<i>Molinia caerulea</i>
$Q = 0,991 - 0,015 \text{ AGE}$
$Q' = 0,346 - 0,272 \text{ CLOSE}$
$I_{\text{біков}} = 7,158 + 0,158 \text{ AGE}$
$I_{\text{біков}}' = 0,475 + 2,650 \text{ CLOSE}$
<i>Stellaria holostea</i>
$Q = 3,796 - 0,007 \text{ AGE}$
$Q' = 0,220 - 0,021 \text{ CLOSE}$
$I_{\text{біков}} = 9,278 - 0,147 \text{ AGE}$
$I_{\text{біков}}' = 0,811 + 3,557 \text{ CLOSE}$
<i>Vaccinium myrtillus</i>
$Q = 3,037 + 0,056 \text{ AGE}$
$Q' = 0,136 + 0,725 \text{ CLOSE}$
$I_{\text{біков}} = 4,863 - 0,069 \text{ AGE}$
$I_{\text{біков}}' = 1,969 - 2,306 \text{ CLOSE}$
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>
$Q = 0,333 + 0,010 \text{ AGE}$
$Q' = 0,508 - 0,635 \text{ CLOSE}$
$I_{\text{біков}} = 14,220 - 0,260 \text{ AGE}$
$I_{\text{біков}}' = 3,060 + 8,000 \text{ CLOSE}$

Для виявлення реальних трендів змін у стані популяцій клоноутворювальних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу, перевірки і уточнення зроблених прогнозів їх динаміки необхідна організація в Національному природному парку «Деснянсько-Старогутський» постійного фітопопуляційного моніторингу (Коваленко, 2004).

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 лісу

Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» і в прилеглих лісових екосистемах. Основу моніторингу і скринінгу мають становити оцінки стану росту та формоутворення модельних видів рослин і оцінки вікового та віталітетного складу їх популяцій. Популяції видів мають обстежуватися в досить широкому діапазоні умов так, щоб виявити основні тенденції динаміки популяцій на різних фонах родючості ґрунту й гідрологічного режиму території.

ВИСНОВКИ

Лісові трави та чагарнички є важливим компонентом лісових екосистем у разі складових елементів як видової, так і структурно-функціональної біорізноманітності. Упродовж тривалого еволюційного процесу ці рослини виробили різноманітні стратегічні й тактичні адаптаційні механізми до лісового місцеіснування.

Група лісових трав і чагарничків широколистяних, хвойних і хвойно-широколистяних лісів на північному сході України характеризується значною різноманітністю за наявності і деяких загальних адаптаційних механізмів. Через відмінності життєвих форм, стратегії життя і функціональних типів серед цієї групи переважають багаторічні рослини, які повністю або частково є вічнозеленими. На основі морфометричного методу та фенологічних спостережень показано, що досліджувані види добре адаптовані до зростання в нижніх ярусах лісу: вони здебільшого мають дві генерації листків, одна з яких зимуюча і, формуючи клони, стійко і довгостроково контролює зайняту територію.

Аналіз екологічних амплітуд та екологічного оптимуму лісових трав і чагарничків показав, що для них характерною є тіньовитривалість, здатність вести продуктивний фотосинтез в умовах зниженої частки фотосинтетичної активної частини спектру, а також стійкість до нестачі вологи та елементів мінерального живлення в лісових ґрунтах.

Репродуктивний цикл лісових трав і чагарничків переважно містить дві форми розмноження – генеративне і вегетативне. При цьому внесок в органи генеративного розмноження в рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в середньому становить 18% із варіюванням за видами і асоціаціями від 1,8 до 54,4% та є істотно нижчим, ніж у рослин з відкритих місцезростань. Внесок в органи вегетативного розмноження часто виявляється вищим.

Типовою для багатьох видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу є здатність формувати клони. Це підвищує їх конкурентоспроможність 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 відновні сукцесії. У зв'язку з цим встановлено, що в Національному природному парку «Деснянсько-Старогутський» переважають молоді й середньовікові клони. Клони у фазі сенільної деградації не були виявлені. Знайдено регресійні рівняння, що описують зниження щільності парціальних кущів у клонах від їх центру до периферії. На основі обліку вікового стану парціальних кущів здійснено зонування клонів на центральну (сукупність парціальних кущів регресивного типу), проміжну (сукупність парціальних кущів

нормального типу) й периферичну (сукупність парціальних кущів інвазійного типу) зони.

Завдяки значному поширенню клонів у трав'яно-чагарничковому ярусі лісових фітоценозів регіону індивідуальними одиницями структури живого надґрунтового покриву є парціальні кущі (рамети).

Онтогенетичні спектри популяцій досліджуваних видів рослин мають багато спільних рис. Вони є нормальними, неповночленними і, як правило, мономодальними, лівосторонніми або центрованими. Пік чисельності звичайно припадає на передгенеративні, а в окремих видів рослин – на генеративні парціальні кущі. Встановлені кількісні закономірності, що пов'язують вік популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу з календарним віком і зімкнутістю деревостану. Виявилося, що старіючі популяції ($I_{\text{віков}} > 1$) рослин трав'яно-чагарничкового ярусу пов'язані з двома типами деревостанів: 1) зрілими низької зімкнутості і 2) з молодняками зімкнутістю більше ніж 0,65.

На підставі великого фактичного матеріалу (27 рослинних асоціацій) встановлені особливості віталітетної структури популяцій лісових трав і чагарничків. Віталітетні спектри варіюють у широкому діапазоні значень. З 27 популяцій як такі, що процвітають, зареєстровано 5, як рівноважні – 12, як депресивні – 10. Віталітетна структура популяцій виявилася статистично достовірно пов'язаною з типом асоціації, календарним віком деревостану та його зімкнутістю. Якість популяцій лісових трав і чагарничків була максимальною у деревостанах віком 75–85 років із зімкнутістю 0,7–0,8.

Важливим критерієм якості особин і популяцій є рівень морфологічної цілісності парціальних кущів, оцінюваний часткою статистично значущих кореляційних зв'язків морфопараметрів. Індекс морфологічної цілісності виявився залежним не тільки від виду рослин, а й у 2–3 рази змінювався за градієнтом еколого-ценотичних умов.

Із використанням аналізу асоційованості і сполученості рослин виявлені ценотичні взаємозв'язки компонентів трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових масивах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» і ботанічному заказнику загальнодержавного значення «Банний Яр» (Сумська область), запропоновано поділ рослин трав'яно-чагарничкового ярусу на види-ценозоутворювачі та види-інтродуцери.

Наведено прогноз стану і розвитку трав'яно-чагарничкового ярусу в лісах регіону на найближчі 30 років. Показано, що з розвитком сукцесійного процесу, на території лісових екосистем регіону матиме місце підвищення віталітету популяцій трав'яно-чагарничкового ярусу за градієнтом: депресивні → рівноважні → процвітаючі, при зниженні загальної віку популяцій.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Авдошенко А. К. Биология северных брусничных / А. К. Авдошенко // Ученые записки Ленинградского государственного педагогического института. – 1949. – Т. 82. – С. 12–28.
- Агарди Т. Экосистемы и благосостояние человека. Биоразнообразие / Т. Агарди, Н. Д. Эш, Х. Д. Купер. – Вашингтон : Институт мировых ресурсов. – 2005. – 98 с.
- Агесс П. Ключи к экологии / П. Агесс. – Л. : Гидрометеиздат, 1982. – 97 с.
- 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.
- Андрієнко Т. Л. Флора Українського Полісся / Т. Л. Андрієнко // Фіторізноманіття Українського Полісся та його охорона. – К. : Фітосоціоцентр, 2006. – С. 85–89.
- Андрієнко Т. Л. Фіторізноманіття Українського Полісся та його охорона / Т. Л. Андрієнко. – К. : Фітосоціоцентр, 2006. – 316 с.
- Антонова Л. И. Антэкология широколиственного леса / Л. И. Антонова // Экология опыления. – Пермь, 1976. – Вып. 2. – С. 30–63.
- Алексеев В. А. Световой режим леса / В. А. Алексеев. – М., 1975. – 226 с.
- Арманд Д. Л. Наука о ландшафте: (Основы теории и логико-математические методы) / Д. Л. Арманд. – М. : Мысль, 1975. – 288 с.
- Антомонов Ю. Г. Моделирование биологических систем / Ю. Г. Антомонов. – К. : Наукова думка, 1977. – 277 с.
- 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.
- 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.
- Банникова И. А. Влияние древесных и кустарниковых растений на развитие нижних ярусов лесных биогеоценозов / И. А. Банникова. – М. : Наука, 1967. – 103 с.
- 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.
- Баитовой 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.

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.

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.

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.

Бейдеман И. Н. Изучение фенологии компонентов растительных сообществ / И. Н. Бейдеман // Полевая геоботаника. – Т. 2. – М. : АН СССР, 1954 – С. 333–368.

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.

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.

Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР. – Изд-во Киевского гос. унив., 1950. – 264 с.

Бельгард А. Л. Степное лесоведение / Александр Люцианович Бельгард. – М.: Лесная пром-ть, 1971. – 336 с.

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.

Берко Й. М. Особливості морфогенезу чорниці (*Vaccinium myr-tillus* L.) у високогір'ях Українських Карпат / Й. М. Берко, В. Г. Коліщук // Український ботанічний журнал. – 1970. – Т. 27, № 6. – С. 731–738.

Бидл К. Л. Анализ роста растений / К. Л. Бидл // Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения. – М. : Агропромиздат, 1989. – С. 53–61.

Бишоп Й. Экономика экосистем и биоразнообразие / Й. Бишоп. – ТЕЕВ, 2010. – 27 с.

Богданов П. Л. Динамика и биология травяного и мохового покрова в ельниках-черничниках / П. Л. Богданов // Труды Ленинградского лесотехнической академии. – 1956. – Вып. 73. – С. 91–109.

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.

Боговин А. В. Типы категорий биоразнообразия в условиях антропогенной трансформации экологических систем / А. В. Боговин // Экология та ноосферология. – 2011. – Т. 22, № 3–4. – С. 73–83.

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.

Бородин А. Л. Демографическая структура лесного биоценоза / А. Л. Бородин, В. В. Страхов // Лесоведение. – 1984. – № 3. – С. 3–13.

Бродский А. К. Введение в проблемы биоразнообразия / А. К. Бродский. – СПб. : Изд-во СПб. ун-та., 2002. – 144 с.

Булохов А. Д. Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России / А. Д. Булохов, А. И. Соломещ. – Брянск : БГУ, 2003. – 359 с.

Булохов А. Д. Фитоиндикации и ее практическое применение / А. Д. Булохов. – Брянск : БГУ, 2004. – 245 с.

Булыгин Н. Е. Дендрология / Н. Е. Булыгин. – Л. : Агропромиздат, 1991. – 352 с.

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.

Бурдюнене Д. К. Изменчивость морфологических признаков брусники и черники / Д. К. Бурдюнене, Л. Дагите // Прибалтийская флора и ее историография. – Вильнюс, 1984. – С. 47–48.

Буторина Т. Н. Эколого-ценотический анализ кустарничко-травяного яруса лесных ассоциаций / Т. Н. Буторина // Типы лесов Сибири. – М., 1963.

Василевич В. И. Современное состояние проблемы классификации растительности / В. И. Василевич // Актуальные проблемы геоботаники (Лекции). – Петрозаводск, 2007. – С. 226–240.

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.

Вахрушева Л. П. Возрастной состав ценопопуляций доминирующих видов травяного покрова дубравы / Л. П. Вахрушева, В. Г. Мишнев // Изучение экосистем Крыма в природоохранном аспекте. – К., 1988. – С. 26–34.

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>.

Воеводин П. В. Теоретические и практические подходы к изучению зоохории / П. В. Воеводин // Материалы московского центра русского географ. общ. биогеография. – М., 2004. – Вып. 12. – С. 124–133.

Воецкий А. Д. Изучение закономерности распространения жизненных форм растений и способов диссимиляции : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук. / А. Д. Воецкий. – Ульяновск, 2000. – 15 с.

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»).

Высоцкий Г. Н. О гидрологическом и метеорологическом влиянии лесов / Г. Н. Высоцкий. – М. : Гослесбумиздат, 1952. – 112 с.

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.

Геоботаничне районування Української РСР. – К. : Наук. думка, 1977. – 303 с.

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.

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.

Гончаренко І. В. Аналіз рослинного покриву північно-східного лісостепу України / І. В. Гончаренко. – К. : Фітосоціоцентр, 2003. – 203 с.

Гончаренко І. В. Синтаксономический состав некоторых ценофлор левобережной лесостепи Украины / І. В. Гончаренко // Актуальні проблеми ботаніки та екології. – Тернополь-Кременець, 2009. – С. 104–105.

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.

Горбунко Н. Є. Стан популяції конвалії звичайної (*Convallaria majalis* L.) в умовах Швацького учбово-дослідного лісокомбінату / Н. Є. Горбунко, О. М. Переходьмо // Науковий вісник Українського державного лісотехнічного університету. – 2004. – Вип. 14.6. – С. 121–125.

Горщиків В. В. Біотическая регуляція окружающего середовища / В. В. Горщиків, В. Г. Горщиків, В. І. Данилов-Данильян // Екологія. – 1999. – № 2. – С. 105–113.

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.

Горышина Т. К. Экология травянистых растений лесостепной дубравы / Т. К. Горышина. – Л. : ЛГУ, 1975. – 127 с.

Горышина Т. К. Экология растений / Т. К. Горышина. – М. : Высшая школа, 1979. – 368 с.

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.

Григора І. М. Рослинність України (еколого-ценотичний, флористичний та географічний нарис) / І. М. Григора, В. А. Соломаха. – К. : Фітосоціоцентр, 2005. – 452 с.

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.

Деева Н. М. Устойчивость ценопопуляций черники у северной границы ареала вида / Н. М. Деева // Проблемы устойчивых биологических систем. – Х., 1990. – С. 272–274.

Джеффферс Д. Введение в системный анализ: применение в экологии / Д. Джеффферс. – М. : Мир, 1981. – 256 с.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша / П. Джиллер. – М. : Мир, 1988. – 184 с.

Дидух Я. П. Проблемы развития фитоэкологии в Украине / Я. П. Дидух // Ботаника и экология на пути в 3-е тысячелетие. – К., 1996. – С. 129–140.

Дідух Я. П. Теоретичні підходи до створення класифікації екосистем / Я. П. Дідух // Український ботанічний журнал. – 2005. – № 1. – С. 3–14.

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.

Дідух Я. П. Фітоіндикація екологічних факторів / Я. П. Дідух, П. Г. Плюта. – К. : Наукова думка, 1994. – 280 с.

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.

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.

Екологічна мережа Новгород-Сіверського Полісся / С. М. Панченко, Т. Л. Андрієнко, Г. Г. Гаврісь, Ю. В. Кузьменко. – Суми : Університетська книга, 2003. – 91 с.

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.

Екофлора України / за ред. Я. П. Дідух. – К. : Фітосоціоцентр, 2000. – Т. 1. – 284 с.

Екофлора України / за ред. Я. П. Дідух. – К. : Фітосоціоцентр, 2004. – Т. 1. – 480 с.

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.

Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л. А. Животовский // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.

Жигальский О. А. Оценка биологического разнообразия лесных экосистем Урала / О. А. Жигальский // Вестник Удмуртского университета. – 2011. – Вып. 3. – С. 13–22. – (Серия «Биология»).

Жиляев Г. Г. Динамика популяций растений в сообществах субальпийского и альпийского поясов Карпат / Г. Г. Жиляев // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – К. : Наукова думка, 1987. – С. 42–52.

Жиляєв Г. Г. Ідентифікація рівнів життєвості в онтоморфогенезі трав'яних багаторічників / Г. Г. Жиляєв // Український ботанічний журнал. – 2005. – Т. 62, № 5. – С. 687–697.

Жиляев Г. Г. Структура популяций травянистых растений в растительных сообществах Карпат / Г. Г. Жиляев, И. В. Царик // Ботанический журнал. – 1989. – Т. 74, № 1. – С. 88–95.

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.

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.

Збереження біорізноманіття України (друга Національна доповідь) / під заг. ред.: Я. І. Мовчана, Ю. Р. Шеляга-Сосонка. – К. : Хімджест, 2003. – 111 с.

Злобин Ю. А. Живой покров еловых лесов как фактор естественного возобновления ели / Ю. А. Злобин. – Тюмень : Тюменское книжное изд-во, 1960. – 43 с.

Злобин Ю. А. К познанию строения клонов *Vaccinium myrtillus* L. / Ю. А. Злобин // Ботанический журнал. – 1961. – № 3. – С. 414–419.

Злобин Ю. А. Семенное размножение хвойных древесных пород как биоценотический процесс / Ю. А. Злобин // Вопросы семенного размножения. – Ульяновск, 1968. – С. 193–205.

Злобин Ю. А. Экология прорастающих семян сосны обыкновенной и ели европейской / Ю. А. Злобин // Экология. – 1977. – № 1. – С. 40–45.

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.

Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений / Ю. А. Злобин // Ботанический журнал. – 1989. – Т. 74, № 6. – С. 769–781.

Злобин Ю. А. Мутуализм и комменсализм у растений / Ю. А. Злобин // Бюллетень МОИП, отдел биологии. – 1994. – Т. 99, № 1. – С. 57–63.

Злобин Ю. А. Екологічні особливості клонових рослин / Ю. А. Злобин // Український ботанічний журнал. – 1997. – Т. 54, № 2. – С. 153–156.

Злобин Ю. А. Репродуктивное усилие / Ю. А. Злобин // Эмбриология цветковых растений. – СПб., 2000. – Т. 3. – С. 251–258.

Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста / Ю. А. Злобин. – Сумы : Университетская книга, 2009. – 263 с.

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»).

Злобин Ю. А. Основные тенденции развития эколого-функциональных классификаций растений / Ю. А. Злобин // Известия Самарского научного центра Российской Академии Наук. – 2012. – Т. 14, № 1(16). – С. 1470–1473.

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.

Зозулин Г. М. Система жизненных форм высших растений / Г. М. Зозулин // Ботанический журнал. – 1961. – Т. 46, № 1. – С. 3–20.

Екологічна мережа Новгород-Сіверського Полісся / С. М. Панченко, Т. Л. Андрієнко, Г. Г. Гаврісь, Ю. В. Кузьменко. – Суми : Університетська книга, 2003. – 91 с.

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.

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.

Иванова С. С. Биологическая продуктивность черники и брусники в сложных борах Подмосковья / С. С. Иванова, Г. А. Полякова // Растительные ресурсы. – 1969. – Т. 5, № 1. – С. 83–87.

Ипатов В. С. Исследование структуры растительных сообществ : автореф. дис. на соискание ученой степени докт. биол. наук. / В. С. Ипатов. – Тарту, 1971. – 37 с.

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.

Каверзнева Ю. Г. Строение листа у некоторых видов *Ericaceae* / Ю. Г. Каверзнева // Ботанический журнал. – 1972. – Т. 57, № 8. – С. 944–949.

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.

Каплан Б. М. Сныть обыкновенная в парковых насаждениях / Б. М. Каплан, Г. А. Полякова // Лесное хозяйство. – 1998. – № 4. – С. 31–32.

Карманова И. В. О некоторых количественных методах определения продуктивности растений / И. В. Карманова // Ботанический журнал. – 1970. – Т. 55, № 12. – С. 1812–1819.

Карписонова Р. А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР. Эколого-флористическая и интродукционная характеристика / Р. А. Карписонова. – М. : Наука, 1985. – 204 с.

Кац Н. Я. На пути к познанию структуры лесных фитоценозов / Н. Я. Кац // Ботанический журнал. – 1943. – Т. 28, № 4. – С. 348–355.

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.

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.

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.

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.

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.

Кияк В. Г. Особенности возрастной структуры ценопопуляций и онтогенез горных растений Карпат / В. Г. Кияк, Ю. Н. Кобнев, Н. И. Сварнях // Экология популяций. – М., 1991. – С. 150–165.

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.

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.

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.

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.

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.

Коваленко І. М. Популяції *Vaccinium myrtillus* L. в лісах Деснянсько-Старогутського національного природного парку / І. М. Коваленко // Український ботанічний журнал. – 2001. – Т. 59, № 5. – С. 535–541.

Коваленко И. Н. Популяционная реституция растений в ходе восстановительных сукцессий на вновь организуемых охраняемых природных территориях / И. Н. Коваленко : материалы междунаро. экол. конф. – Белгород, 2004. – С. 86–87.

Коваленко І. М. Генеративне розмноження клоноутворюючих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в умовах лісових фітоценозів Деснянсько-Старогутського національного природного парку / І. М. Коваленко // Актуальні проблеми ботаніки та екології. – К. : Фітосоціоцентр, 2005. – С. 130–132.

Коваленко І. М. Структура популяцій домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу лісових фітоценозів Деснянсько-Старогутського національного природного парку. Онтогенетична структура / І. М. Коваленко // Український ботанічний журнал. – 2005. – Т. 62, № 5. – С. 707–715.

Коваленко І. М. Особливості сезонного розвитку домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових фітоценозів Деснянсько-Старогутського національного природного парку / І. М. Коваленко // Актуальні проблеми досліджень та збереження фіторізноманіття. – К., 2005. – С. 89–90.

Коваленко І. М. Ценотичні зв'язки у нижніх ярусах лісів (Заказник «Банний Яр», Сумська область) / І. М. Коваленко, Ю. А. Злобін // Український ботанічний журнал. – 2001. – Т. 58, № 6. – С. 677–684.

Козюк В. П. Фіторесурси *Vaccinium vitis-idaea* L. (Ericaceae) Волинського Полісся / В. П. Козюк // Український ботанічний журнал. – 1999. – Т. 56, № 6. – С. 629–634.

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.

Комендар В. І. Вереско-сфагновое болото в Закарпатської області УРСР / В. І. Комендар, С. С. Фодор // Український ботанічний журнал. – 1960. – Т. 17, № 3 – С. 71–76.

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.

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»).

Коржинский Я. В. Структура ценопопуляций растений в луговичнике разнотравном / Я. В. Коржинский // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – К. : Наукова думка, 1987. – С. 87–92.

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.

Коровкин О. А. О структуре побеговой системы клонов столонообразующих гемикриптофитов / О. А. Коровкин // Известия ТСХА. – 2002. – Вып. 4. – С. 51–65.

Королюк А. Ю. Использование экологических шкал в геоботанических исследованиях / А. Ю. Королюк // Актуальные проблемы геоботаники: III Всероссийская школа конф. (лекции). – 2007. – С. 176–197.

Косарев В. П. Лесная метеорология с основами климатологии / В. П. Косарев, Т. Т. Андрющенко. – СПб. : Лань, 2007. – 288 с.

Краснов В. П. Влияние антропогенных факторов на произрастание черники в Украинском Полесье / В. П. Краснов // Лесное хозяйство. – 1981. – № 3. – С. 64–68.

Крылов А. Г. Жизненные формы лесных фитоценозов / А. Г. Крылов. – Л. : Наука, 1984. – 181 с.

Крылова И. Л. Влияние интенсивности эксплуатации на ценопопуляции некоторых видов / И. Л. Крылова // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. – М., 1982. – С. 34–38.

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.

Крюгер В. Лесоботаническое описание главнейших сорных (вредных) в лесах растений / В. Крюгер // Лесной журнал. – 1837. – Ч. 1, № 2. – С. 61–69.

Кузьмин П. П. Влияние леса на снеготаяние / П. П. Кузьмин. – Л. : Гидрометеиздат, 1954. – 68 с.

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.

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.

Курнаев С. Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины / С. Ф. Курнаев. – М. : Наука, 1968. – 355 с.

Кучер Е. Анализ виталитетного состава популяций *Dactylorhiza romana* (seb. et Mauri) / Е. Кучер // Актуальні проблеми ботаніки та екології. – К., 2000. – С. 69–70.

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.

Лавриченко Е. В. Морфогенез вегетативных органов сныти обыкновенной (*Aegoropodium podagraria* L.) / Е. В. Лавриченко // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 1985. – № 5. – С. 44–53.

Левина Р. Е. Способы распространения плодов и семян / Р. Е. Левина. – М. : МГУ, 1951. – 358 с.

Левина Р. Е. Способы распространения плодов и семян / Р. Е. Левина. – М., 1957. – 358 с.

Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений / Р. Е. Левина. – М. : Наука, 1981. – 96 с.

Леса и изменения климата в Восточной Европе и Центральной Азии. – ФАО, 2010. – 201 с.

Луганский Н. А. Лесоведение / Н. А. Луганский, С. В. Залесов, В. Н. Луганский. – Екатеринбург, 2010. – 432 с.

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.

Любарский Е. Л. Эволюция вегетативного размножения высших растений / Е. Л. Любарский. – Казань, 1967. – 257 с.

Маврищев В. В. Проблема динамики лесных фитоценозов и современное состояние теории сукцессий / В. В. Маврищев // Весці БДПУ. – 2005. – Сер. 3, № 3. – С. 38–41.

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.

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.

Мазуренко М. Т. Структура и морфогенез кустарников / М. Т. Мазуренко, А. П. Хохряков. – М. : Наука, 1977. – 160 с.

Малиновський К. А. Структура популяцій рослин у Карпатах / К. А. Малиновський, Й. В. Царик // Український ботанічний журнал. – 1991. – Т. 48, № 6. – С. 82–87.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / С. А. Мамаев. – М. : Наука, 1972. – 285 с.

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.

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.

Мауринь А. М. Прогнозирование в ботанике / А. М. Мауринь // Ученые записки Латвийского государственного университета. – 1971. – Т. 153. – С. 3–9.

Межжерин В. А. Специфіка екологічного моніторингу / В. А. Межжерин // Екологія. – 1996. – № 2. – С. 83–88.

Методы изучения лесных сообществ / Е. Н. Андреева, И. Ю. Баккал, В. В. Горшков, И. В. Лянгузова. – СПб. : НИИХ, 2002. – 240 с.

Минин А. А. Фенология Русской равнины / А. А. Минин. – М. : АБФ, 2000. – 160 с.

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.

Миркин Б. М. Экология / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. – Уфа : Восточный университет, 1998. – 168 с.

Миркин Б. М. Наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. – Уфа : Гилем, 1998. – 413 с.

Миркин Б. М. Современная наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. – М. : Логос, 2001. – 264 с.

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.

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.

Молчанов А. А. Гидрологическая роль леса / А. А. Молчанов. – М. : Изд-во АН СССР, 1960. – 468 с.

Молчанов А. А. Влияние леса на окружающую среду / А. А. Молчанов. – М., 1973. – 353 с.

Моніторинг живого надґрунтового покриву в свіжому сосново-дубовому суборі Київського Полісся / А. В. Цилюрик, В. О. Рибак, Н. В. Максимчук, О. В. Рибак // Наукові доповіді НУБіП. – 2010. – № 17. – С. 1–15.

Мониторинг состояние лесов в Европе. – Женева : ООН, 2002. – 16 с.

Морозов Г. Ф. Учение о лесе / Г. Ф. Морозов. – М.-Л. : Гослесбумиздат, 1949. – 455 с.

Морозов О. В. Состояние брусничников в лесах Белоруси / О. В. Морозов // Состав и мониторинг лесов на рубеже XXI века. – Минск, 1998. – С. 221–223.

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.

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»).

Назаренко Н. М. Екологічні шкали видів флори листяних лісів північного степу України / Н. М. Назаренко // Вісник Дніпропетровського університету. – 2014. – №1(33). – С. 184–190.

Невидомова Е. В. Морфология доминантов травяно-кустарничкового яруса природоохранной территории нижегородского мегаполиса «Стригинский бор» / Е. В. Невидомова // Modern Phytomorphology. – 2012. – № 2. – С. 113–116.

Некрасова Т. П. Плодоношение сосны в Западной Сибири / Т. П. Некрасова. – Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1960. – 131 с.

Немченко В. А. Сукцессионная динамика травостоя нагорной дубравы заповедника «Белогорье» / В. А. Немченко // Флора и растительность центрального Черноземья – 2013. – Курск, 2013. – С. 121–127.

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.

Нечаева И. С. Влияние сорняков на сезонных рост сеянцев ели / И. С. Нечаева, Н. А. Бабич // Экологические проблемы Севера. – Архангельск, 2010. – Вып. 13. – С. 61–63.

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.

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»).

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.

Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М. : Мир, 1975. – 740 с.

Онищенко В. А. Флористична класифікація рослинності Українського Полісся / В. А. Онищенко // Фіторізноманіття Українського Полісся та його охорона. – К. : Фітосоціоцентр, 2006. – С. 43–84.

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.

Пааль Т. Структура ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* L. / Т. Пааль, Я. Пааль. – Таллин : Валгус, 1989. – 212 с.

Палкина Т. А. Почвенные запас 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.

Панченко С. М. До створення Деснянсько-Старогутського національного парку / С. М. Панченко // Вісник Сумського державного аграрного університету. – 1998. – Вип. 2. – С. 52–54.

Панченко С. М. Лесная растительность национального природного парка «Деснянско-Старогутский» / С. М. Панченко. – Сумы : Университетская книга, 2013. – 312 с.

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.

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.

Петров В. В. О фитоценотическом ареале и фитоценотической приуроченности некоторых лесных растений Подмоскovie / В. В. Петров // Вестник ЛГУ. – 1967. – № 4. – С. 92–97.

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»).

Петров В. В. Некоторые результаты изучения почвенного запаса жизнеспособных семян растений в лесах Подмоскovie / В. В. Петров // Доклады МОИП. – 1983. – С. 126–128. – (Серия «Зоология и ботаника»).

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.

Петров В. В. Банк семян в почвах лесных фитоценозов европейской части СССР / В. В. Петров. – М. : Изд-во Московского университета, 1989. – 176 с.

Петровский В. В. Синузии как форма совместного существования растений / В. В. Петровский // Ботанический журнал. – 1961. – Т. 46, № 11. – С. 1615–1626.

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.

Печникова С. С. Сорная растительность лесосек в типе сосняк зеленомошный / С. С. Печникова // Известия Казанского лесотехнического института. – 1931. – № 2–3. – С. 321–342.

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>.

Полуянова В. И. Структура и организация ценопопуляций травянистых наземно-ползучих растений / В. И. Полуянова: тезисы докладов 7 съезда ВБО. – Донецк, 1983. – С. 161.

Полякова Т. Я. Комплексная оценка травяного покрова лесов многоцелевого назначения / Т. Я. Полякова // Лесная геоботаника и биология древесных растений. – Брянск, 1985. – С. 97–102.

Полянская Т. А. Экологическая пластичность седмичника европейского (*Trientalis europaea* L.) в национальном природном парке «Марий Чодра» / Т. А. Полянская // Вестник Томского государственного педагогического университета. – 2010. – № 3 (93). – С. 1–11.

Пономарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений / А. Н. Пономарев // Полевая геоботаника. – Т. 2. – М.-Л. : АН СССР, 1960. – С. 9–19.

Пономарев А. Н. О постановке и направлениях антропоэкологических исследований / А. Н. Пономарев // Ученые записки Пермского университета. – 1970. – № 206. – С. 3–10. – (Серия «Биология»).

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.

Прокопьева Л. В. Некоторые особенности организации подземных побегов брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) / Л. В. Прокопьева // Программа и тезисы докладов Всероссийского совета. – Сыктывкар, 2000. – С. 130–131.

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.

Протасов А. А. Биоразнообразие и его оценка / А. А. Протасов. – К., 2002. – 105 с.

Работнов Т. А. К методике наблюдения над травянистыми растениями на постоянных площадках / Т. А. Работнов // Ботанический журнал. – 1951. – Т. 36, № 6 – С. 450–457.

Работнов Т. А. Фитоценология / Т. А. Работнов. – М. : МГУ, 1978. – 384 с.

Ракова М. В. Биология редких видов растений заповедника «Кедровая Падь» / М. В. Ракова. – Владивосток : Дальнаука, 1992. – 175 с.

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.

Рассашко И. Ф. Общая экология / И. Ф. Рассашко, О. В. Ковалева, А. В. Крук. – Гомель : ГГУ, 2010. – 252 с.

Розанова М. А. Обзор литературы по родам *Vaccinium L.* (брусника, черника и голубика) и *Oxycoccus Hill.* (клюкве) / М. А. Розанова // Труды по прикладной ботанике и селекции. – 1934. – Серия 3, № 2. – С. 121–186.

Розенберг Г. С. Модели в фитоценологии / Г. С. Розенберг. – М. : Наука, 1984. – 240 с.

Романовский М. Г. Лес и климат центральной полосы России / М. Г. Романовский, Р. В. Щекалев. – Архангельск : Правда Севера, 2009. – 110 с.

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.

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.

Рысин Л. П. Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях / Л. П. Рысин, Т. Н. Казанцева // Ботанический журнал. – 1975. – Т. 60, № 2. – С. 199–209.

Рысина Г. П. К характеристике семенной продуктивности некоторых лесных травянистых растений / Г. П. Рысина // Сложные боры хвойно-широколиственных лесов. – М., 1968 – С. 64–74.

Рысина Г. П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья / Г. П. Рысина. – М. : Наука, 1973. – 216 с.

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.

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.

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.

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.

Сахаров М. И. Промерзание и размерзание почв в лесных фитоценозах / М. И. Сахаров // Метеорология и гидрология. – 1938. – № 11. – С. 12.

Сахаров М. И. Влияние лесных фитоценозов на снеговой покров / М. И. Сахаров // Лесное хозяйство. – № 5. – С. 62–68.

Сахаров М. И. Фитоклиматы лесных фитоценозов / М. И. Сахаров // Труды Брянского лесного института. – 1940. – Т. 4. – С. 115–157.

Сахаров М. И. Влияние ветра на почву в лесу / М. И. Сахаров // Почвоведение. – 1949. – № 12.

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.

Семенов С. М. Выявление климатических изменений / С. М. Семенов, В. В. Ясюкович, Е. С. Гельвер. – М. : Изд. центр «Метеорология и гидрология», 2006. – 324 с.

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.

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>.

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.

Сенов С. Н. Лесоведение / С. Н. Сенов, А. В. Грязькин. – СПб., 2006. – 70 с.

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.

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.

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.

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.

Скляр В. Г. Ценоотические связи подроста клена остролистного и дуба обыкновенного в условиях Новгород-Сиверского Полесья / В. Г. Скляр // Биологический вестник МДПУ. – 2012. – № 3. – С. 77–89.

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.

Слободян Г. М. Морфогенез черники в лесных и луговых фитоценозах Карпат / Г. М. Слободян // Флора и растительность Украины. – К., 1986. – С. 115–117.

Слободян Г. М. Применение математической модели для прогнозирования динамики численности популяций черники / Г. М. Слободян // Экология популяций. – Новосибирск, 1988. – Ч. 2. – С. 229–321.

Смелянский И. Э. Механизмы сукцессии / И. Э. Смелянский // Успехи современной биологии. – 1993. – Т. 113, № 1. – С. 36–45.

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.

Смирнова О. В. Некоторые особенности жизненных циклов вегетативноподвижных растений (осоки волосистой, сныть обыкновенная, копытень европейский, ветреница лютиковая) / О. В. Смирнова // Ученые записи Пермского педагогического института. – 1968. – Т. 64. – С. 153–158.

Смирнова О. В. Сныть обыкновенная / О. В. Смирнова // Биологическая флора Московской области. – 1974. – Вып. 1. – С. 131–141.

Смирнова О. В. Осока волосистая / О. В. Смирнова // Биологическая флора Московской области. – 1980. – Вып. 6. – С. 66–74.

Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов / О. В. Смирнова. – М. : Наука, 1987. – 207 с.

Смирнова О. В. Популяционная организация биоценоотического покрова лесных ландшафтов / О. В. Смирнова // Успехи современной биологии. – 1998. – Т. 118, № 2. – С. 148–165.

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.

Смирнова О. В. Копытень европейский / О. В. Смирнова, К. В. Зворыкина // Биологическая флора Московской области. – 1974. – Вып. 1. – С. 41–51.

Смирнова О. В. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий / О. В. Смирнова, А. А. Чистякова, Р. В. Попадюк. – Пушино, 1990. – 92 с.

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.

Созинов А. А. Шляхи екологізації агросфери України / А. А. Созинов, Г. А. Белявский // Вісний Дніпропетровського державного університету. – 1999. – № 1–2. – С. 9–12.

Соломаха В. А. Синтаксономія рослинності України / В. А. Соломаха. – К. : Фітосоціоцентр, 2003. – 296 с.

Соломаха В. А. Синтаксономія рослинності України / В. А. Соломаха. – К. : Фітосоціоцентр, 2008. – 296 с.

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.

Состояние лесов мира – 2009 / ФАО ООН. – Рим, 2009. – 171 с.

Спурр С. Г. Лесная экология / С. Г. Спурр, Б. В. Барнес. – М. : Лесная промышленность, 1984. – 480 с.

Стейн Ж. Всеєвропейська екологічна мережа / Ж. Стейн // Збереження і моніторинг біологічного та ландшафтного різноманіття в Україні. – К., 2000. – С. 22–25.

Стрижев А. Н. Два века фенологии [Электронный ресурс] / А. Н. Стрижев. – М., 1973. – Режим доступа : http://www.outdoors.ru/book/strigev/st_1.php.

Сукачев В. Н. Дендрология с основами геоботаники / В. Н. Сукачев. – Л. : Гослестехиздат, 1934. – 613 с.

Тетерюк Л. В. Динамика годовичных 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.

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.

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.

Ткаченко М. Е. Общее лесоводство / М. Е. Ткаченко. – М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1955. – 599 с.

Торопова Н. А. Особенности демографии и стратегии длиннокорневищных растений / Н. А. Торопова // Экология популяций. – М., 1980. – Ч. 1. – С. 279–282.

Травлеев А. П. О термоизолирующей роли лесной подстилки / А. П. Травлеев // Почвоведение. – 1960. – № 10.

Травлеев А. П. Лес как явление географическое / А. П. Травлеев, Н. А. Белова // Экология та ноосферология. – 2008. – Т. 19, № 3–4. – С. 5–8.

Трасс Х. Х. Геоботаника / Х. Х. Трасс. – Л. : Наука. 1976. – 252 с.

Трофимов Т. Т. О типах прорастания семян некоторых многолетников / Т. Т. Трофимов // Ботанический журнал. – 1963. – Т. 48, № 11. – С. 20–27.

Туровцев В. Д. Биоиндикация / В. Д. Туровцев, В. С. Краснов. – Тверь : Твер. гос. ун-т, 2005. – 260 с.

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.

Тяк Г. В. Формирование почек и плодоношение *Vaccinium myrtillus* (*Vacciniaceae*) / Г. В. Тяк // Ботанический журнал. – 1984. – Т. 69, № 2. – С. 240–244.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М. : Прогресс, 1980. – 326 с.

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.

Уранов А. А. Количественное выражение межвидовых отношений в растительном сообществе / А. А. Уранов // Бюллетень МОИП. – 1955. – Т. 40, № 3. – С. 31–48. – (Серия «Биология»).

Уткин А. И. Биологическая продуктивность лесов / А. И. Уткин // Лесоведение и лесоводство. – М. : ВИНТИ, 1975. – Т. 1. – С. 8–189.

Фегри К. Основы экологии опыления / К. Фегри, Ван дер Пэйл Л. – М. : Мир, 1962. – 379 с.

Фурдичко О. І. Лісове господарство України: перспективи розвитку при формуванні сталих агроєкосистем / О. І. Фердичко // Агроєкологічний журнал. – 2003. – № 3. – С. 3–10.

Ханина Л. Г. Моделирование динамики разнообразия лесного напочвенного покрова / Л. Г. Ханина, М. В. Бобровский, А. С. Комаров // Лесоведение. – 2006. – № 1. – С. 70–80.

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.

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.

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.

Цыганов Ю. Л. Экоморфы и экологические свиты / Ю. Л. Цыганов // Бюллетень МОИП, отд. биол. – 1974. – Т. 79, № 2. – С. 23–29.

Чижикова В. А. О причинах неоднородности строения травяного покрова в дубовом лесу / В. А. Чижикова // Ботанический журнал. – 1967. – Т. 52, № 6. – С. 832–843.

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.

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.

Чорноус О. П. Лісова рослинність Шосткінського геоботанічного району (Сумська обл.) / О. П. Чорноус // Український ботанічний журнал. – 2006. – Т. 63, № 6. – С. 401–410.

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.

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.

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.

Шаньгина Н. П. Запас семян в почве ельников черничных / Н. П. Шаньгина, П. А. Феклистов // Арктика и Север. – 2011. – № 2. – С. 189–193.

Шахова О. В. Некоторые особенности роста и развития травянистых растений под пологом березового леса в условиях южной тайги // Лесоведение. – 1972. – № 3. – С. 71–75.

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.

Шеляг-Сосонко Ю. Р. Біорізноманітність: парадигма та визначення / Ю. Р. Шеляг-Сосонко // Український ботанічний журнал. – 2007. – Т. 64, № 6. – С. 777–796.

Шеляг-Сосонко Ю. Р. Роль біорізноманітності на сучасному етапі цивілізації / Ю. Р. Шеляг-Сосонко // Український ботанічний журнал. – 2010. – Т. 67, № 1. – С. 3–15.

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.

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.

Шик М. М. Сезонное развитие травяного покрова дубравы / М. М. Шик // Ученые записки Московского государственного педагогического института. – 1953. – Т. 73 – С. 189–194.

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.

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.

Шнелле Ф. Фенология растений / Ф. Шнелле. – Л. : Гидрометеиздат, 1961. – 258 с.

Шульц Г. Э. Общая фенология / Г. Э. Шульц. – Л. : Наука, 1981. – 188 с.

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.

Шутов В. В. Структура, динамика и плодоношение популяций кустарничковых растений / В. В. Шутов. – Кострома : КГТУ, 2000. – 100 с.

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>.

Эглите А. Облесение сухих верещатников и вопрос о микоризе / А. Эглите // Труды института лесохозяйственных проблем. – Рига, 1953. – Вып. 7 – С. 244–251.

Юрцев Б. А. Мониторинг биоразнообразия на уровне локальных флор / Б. А. Юрцев // Ботанический журнал. – 1997. – Т. 82, № 6. – С. 60–69.

Яблокова Л. П. Возрастная структура ценопопуляций *Asarum europaeum* L. в черневых лесах Салаирского края / Л. П. Яблокова // Экология. – 1984. – № 2. – С. 43–47.

Якубенко Б. Є. Геоботаніка: тлумачний словник / Б. Є. Якубенко, С. Ю. Попович, І. П. Григорюк – К. : Фітосоціоцентр, 2011. – 420 с.

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.

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.

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.

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.

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.

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.

Bell A. D. Adaptive architecture in rhizomatous plants / A. D. Bell // Bot. J. Linn. Soc. – 1980. – Vol. – P. 125–160.

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.

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.

Bernátsky J. E. Beobachtung an *Majanthemum bifolium* / J. E. Bernátsky // Ann. Hist.-natur. Mus. Nation. Hungarici. – 1903. – Vol. 1. – S. 561–565.

Bertness M. D. Positive interactions in communities / M. D. Bertness, R. Callaway // *Trend Ecol. Evol.* – 1995. – № 9. – P. 191–193.

Bierzzychudek P. Life histories and demography of shade-tolerant temperate forest herbs: a review / P. Bierzzychudek. – *New Phytol.* – 1982. – Vol. 90. – P. 757–776.

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.

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.

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.

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.

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. bohroszl.* – 1970. – Vol. 2, no. 2.

Connell J. H. The ecological regulation of species diversity / J. H. Connell, E. Orias // *Amer. Natur.* – 1964. – Vol. 98, no. 903. – P. 399–414.

Convention of Biological Diversity of the IUCN. – Rio de Janeiro, 1992.

Cook R. E. Clonal plant population / R. E. Cook // *Amer. Scientist.* – 1981. – Vol. 71. – P. 244–253.

Dahlgren J. P. Variation in vegetative and flowering phenology in a forest herb caused by environmental heterogeneity / J. P. Dahlgren, H. Zeipel, J. Ehrlén // *Amer. J. Botan.* – 2007. – Vol. 94, no. 9. – P. 1570–1576.

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.

Didukh Ya. P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication / Ya. P. Didukh. – Kyiv : Phytosociocentre, 2011. – 176 p.

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 al. // *Bio-science.* – 1998. – Vol. 48. – P. 45–52.

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>.

Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer / H. Ellenberg – Sicht. 5. – Aufl. Ulmer, Stuttgart. 1996. – 1096 s.

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.

Falk D. A. Foundation of restoration ecology. – Washington: Island Press / D. A. Falk, M. Palmer, J. B. (eds.). – Zedler. – 2006. – 379 p.

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.

Ghazoul J. Pollen and seed dispersal among dispersed plants / J. Ghazoul // Biol. Rev. – 2005. – Vol. 80. – P. 413–443.

Gilliam F. S. The ecological significance of the herbaceous layer in forest ecosystems / F. S. Gilliam. – BioScience. – 2007. – Vol. 57. – P. 845–858.

Gimingham C. H. Ecology of heathland / C. H. Gimingham, F. S. Gilliam. – L. : Chapmana. Hall, 1972. – 266 p.

Gimingham C. H. Calluna Salisb. / C. H. Gimingham // J. Ecol., 1960. – Vol. 48. – P. 455–483.

Givnish T. J. Comparative studies of leaf form assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constrains / T. J. Givnish // New Phytol. – 187. – Vol. 106. – P. 131–160.

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>.

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.

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.

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.

Hawkworth D. L. Plant conservation and biodiversity / D. L. Hawkworth, A. T. Bull. – Dordrecht : Springer Verlag., 2007. – 420 p.

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.

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.

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.

Hunt R. Plant growth analysis / R. Hunt. – L. : E. Arnold, 1978. – 67 p.

Hunter A. F. Plants helping plants / A. F. Hunter, L. W. Aarssen // *Bioscience*. – 1999. – Vol. 38. – P. 34–39.

Hurlbert S. H. The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters / S. H. Hurlbert // *Ecology*. – 1971. – Vol. 52. – P. 577–586.

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.

Klika J. Nauka o rostlinných společenstvech / J. Klika. – Praha, 1955. – 361 c.

Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora [Electronic resource] / E. Landolt. // Veröff. Geobot. Inst. Eidgenoss. techn. Hochschule. – Zürich. – 1977. – H. 64. – 208 s. – access mode : <http://mfd.cepl.rssi.ru/flora/ecoscale.htm>.

Lovejoy T. Climate change and biodiversity / T. Lovejoy // *Rev. sci. tech. Off. int. Epiz.* – 2008. – Vol. 27, no. 2. – P. 1–8.

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.

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.

Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski / W. Matuszkiewicz. – Warszawa : PWN, 2001. – 537 s.

Methods of growth analysis / J. Květ, J. P. Ondok, J. Nečas, P. G. Jarvis // *Plant photosynthetic production*. – The Hague. – 1971. – P. 343–391.

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.

Myster R. W. Dynamics of associations between plants in ten old fields during 31 years of succession / R. W. Myster, S. T. A. Pickett // *J. Ecol.* – 1992. – Vol. 80, no. 2. – P. 291–302.

Onyshchenko V. A. Forests of order Fagetalia sylvaticae in Ukraine / V. A. Onyshchenko. – Kyiv : Alterpress, 2009. – 212 p.

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.

Persival M. S. Floral biology / M. S. Persival. – Oxford : Pergamon Press, 1965. – 243 p.

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.

Peters R. L. The greenhouse effect and nature reserves / R. L. Peters, J. D. S. Darling // Bio-Science. – 1985. – Vol. 35 – P. 707.

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.

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.

Radford P. J. Growth analysis formulae – their use and abuse / P. J. Radford // Crop.Sci. – 1967. – Vol. 7, no. 3. – P. 171–175.

Ritchie J. C. *Vaccinium vitis-idaea* L. / J. C. Ritchie // J. Ecology. – 1955. – Vol. 43, no. 2. – P. 701–708.

Ritchie J. C. *Vaccinium myrtillus* L. / J. C. Ritchie // J. Ecology. – 1956. – Vol. 44, no. 1. – P. 105–109.

Salisbury E. J. Biological equipment plant species in relation to competition / E. J. Salisbury // J. Ecol. – 1929. – Vol. 12, no. № 2. – P. 197–222.

Scharfetter R. Biografien von Pflanzensippen / R. Scharfetter. – Wien, 1953. – 203 p.

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.

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.

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.

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.

Small J. pH and plants / J. Small. – L., 1946. – 196 p.

Smeloff E. Global warming / E. Smeloff // Environ. Policy and Law, 1998. – Vol. 28, no. 2. – P. 3–68.

Steinhübel G. K sezónnej dynamike hospodárenia asimilátmi u kopytníka európskeho (*Asarum europaeum*) / G. Steinhübel // *Biologia (ČSSR)*. – 1972. – Vol. 27, no. 7. – C. 509–517.

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.

Tilman D. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. – D. Tilman. – New Jersey : Princeton Univ. Press. – 1988. – 360 p.

Tukey H. B. The leaching of substances from plants / H. B. Tukey // *Ann. Rev. Plant Physiol.* – 1970. – Vol. 21. – P. 305–324.

Usher M. B. Modeling ecological succession with particular reference to Markovian models / M. B. Usher // *Vegetatio*. – 1981. – № 46–47. – P. 11–18.

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.

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.

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.

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.

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.

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.

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.

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.

Zeipel H. The spatial and temporal dynamics of plant-animal interaction in the forest herb *Actaea spicata* / H. Zeipel. – Stockholm Univ. – 2007. – 34 p.