

Трав'яно-чагарничковий ярус як структурна складова лісових фітоценозів північного сходу України

ІГОР МИКОЛАЙОВИЧ КОВАЛЕНКО

KOVALENKO I.N. (2015). **Grass and subshrub layer as a structural component of forest communities in the North-East of Ukraine.** *Chornomors'k. bot. z.*, **11** (2): 146-155. doi:10.14255/2308-9628/15.112/2.

The main structural features of herbaceous and subshrub layer have been analyzed, and its functional role has been defined on the example of the forests of Ukrainian Polissya. High floristic biodiversity in forest ecosystems and heterogeneity of their flora have been specified on the basis of comparative floristic analysis. About 5–6 environmental groups are distinguished within each syntaxon in herbaceous and subshrub layer. Their number depends on the composition of forest stand, surface pattern and soil cover. Depending on the ecological-coenotic situation, all plant species of herbaceous and subshrub layer are distinct in going through the stages of ontogenesis, type of morphogenesis, life status, etc. Individual ecological amplitudes of forest herbs conform to environmental regimes of the relevant syntaxon, and with the proper management of these forests, the structure of the lower tiers will preserve its integrity and identity in the protected natural areas. The success of tree regeneration period is largely determined by the composition and structural features of ground vegetation.

Keywords: herbaceous and subshrub layer, forest phytocenoses, Ukrainian Polissya

КОВАЛЕНКО І.М. (2015). **Трав'яно-чагарничковий ярус як структурна складова лісових фітоценозів північного сходу України.** *Чорноморськ. бот. ж.*, **11** (2): 146-155. doi:10.14255/2308-9628/15.112/2.

У статті проаналізовано основні структурні особливості трав'яно-чагарничкового ярусу і встановлено його функціональну роль на прикладі лісів Українського Полісся. На основі порівняльного флористичного аналізу встановлена висока флористична біорізноманітність лісових фітоценозів і гетерогенність їх флори. В межах кожного синтаксону в трав'яно-чагарничковому ярусі виділяється до 5–6 екологічних груп. Їх кількість залежить від складу деревостану і мозаїчності рельєфу та ґрунтового покриву. Залежно від еколого-ценотичної ситуації у всіх видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу змінюється проходження етапів онтогенезу, тип морфогенезу, життєвий стан та ін. Індивідуальні екологічні амплітуди лісових трав відповідають екологічним режимам відповідних синтаксонів, і на природних територіях, які охороняються, як і при правильній господарській експлуатації цих лісів, структура нижніх ярусів збереже свою цілісність і самобутність. Успішність поновлювального процесу дерев багато в чому визначається складом і особливостями структури живого надґрунтового покриву.

Ключові слова: трав'яно-чагарничковий ярус, лісові фітоценози, Полісся України

КОВАЛЕНКО И.Н. (2015). **Травяно-кустарничковый ярус как структурная составляющая лесных фитоценозов северо-востока Украины.** *Черноморск. бот. ж.*, **11** (2): 146-155. doi:10.14255/2308-9628/15.112/2.

В статье проанализированы основные структурные особенности травяно-кустарничкового яруса и установлена его функциональную роль на примере лесов Украинского Полесья. На основе сравнительного флористического анализа установлено высокое флористическое биоразнообразие лесных фитоценозов и гетерогенность их флоры. В пределах каждого синтаксона в травяно-кустарничковом ярусе выделяется до 5–6 экологических групп. Их число зависит от состава древостоя, мозаичности рельефа и почвенного покрова. В зависимости от эколого-ценотической ситуации у всех видов растений травяно-кустарничкового яруса изменяется

прохождение этапов онтогенеза, тип морфогенеза, жизненное состояние и др. Индивидуальные экологические амплитуды лесных трав отвечают экологическим режимам соответствующего синтаксона, и на естественных территориях, которые охраняются, как и при правильной хозяйственной эксплуатации этих лесов, структура нижних ярусов сохранит свою целостность и самобытность. Успешность восстановительного процесса деревьев во многом определяется составом и особенностями структуры живого надпочвенного покрова.

Ключевые слова: травяно-кустарничковый ярус, лесные фитоценозы, Полесье Украины

У порівнянні з іншими типами рослинних угруповань лісові фітоценози мають найбільш складну багатоярусну організацію. Їх основними структурними частинами є деревостан, підріст і живий надґрунтовий покрив. Хоча наявність деревостану є основною ознакою, за якою рослинне угруповання відноситься до категорії лісів, максимальне флористичне багатство і найбільша кількість функціональних взаємодій пов'язане з живим надґрунтовим покривом.

Під живим надґрунтовим покривом розуміють "сукупність мохів, лишайників, трав'янистих рослин і напівчагарничків, що покривають ґрунт під пологом лісу" [FOREST ENCYCLOPEDIA, 1985]. Сам по собі живий надґрунтовий покрив має ярусну організацію. В ньому розрізняють трав'яно-чагарничковий ярус, моховий ярус та іноді ярус надґрунтових лишайників. З цих ярусів трав'яно-чагарничковий організований найскладніше та відіграє важливу, нерідко критичну роль у стійкості лісових фітоценозів.

У зв'язку з цим нами поставлено завдання на основі робіт класиків лісової геоботаніки і лісознавства, досліджень сучасних авторів і власних даних проаналізувати основні структурні особливості трав'яно-чагарничкового ярусу і встановити його функціональну роль на прикладі лісів Українського Полісся.

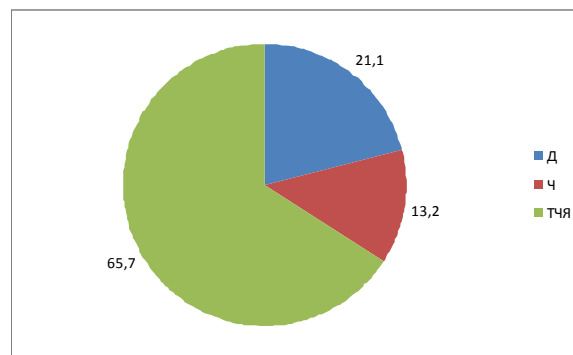
Вивчення трав'яно-чагарничкового ярусу в лісах має більш ніж сторічну історію. Ще більш ніж 100 років тому А. Хитров (1908) у своїй класичній роботі підкреслював, що рослини, які утворюють трав'яно-чагарничковий ярус, повинні бути предметом ретельного вивчення, оскільки вони відіграють важливу роль у житті лісу і виступають індикатором його стану. Протягом ХХ століття результатами вивчення трав'яно-чагарничкового ярусу присвячена велика кількість публікацій. Цей ярус розглядався або, як антагоніст механізму стійкої самопідтримки рослин деревного ярусу, або навпаки, як функціонально необхідна частина лісового фітоценозу [PACHOSKY, 1921, SNIGIRYOVA, 1936, SAKHAROV, 1951A, BIERZYCHUDEK, 1982, SMIRNOVA, 1987 et al.]. Типологія лісів і флористична класифікація лісових фітоценозів багато в чому спираються на характер живого покриву. Рослини трав'яно-чагарничкового ярусу регулюють чисельність і якість підросту деревних порід [ZLOVIN, 1960]. В останні десятиліття для вивчення стану і динаміки лісового надґрунтового покриву почали використовувати різні типи математичних моделей [KHANINA et al., 2006].

Нижче розглядаються основні структурні й функціональні особливості трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових фітоценозах.

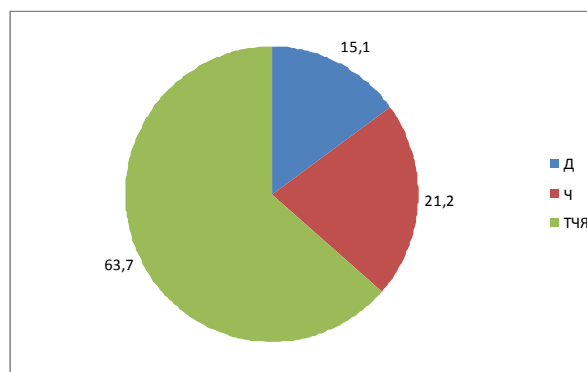
Центр флористичної біорізноманітності. Геоботанічні дані показують, що в лісових фітоценозах максимум флористичного багатства припадає на трав'яно-чагарничковий ярус. Так, нами на підставі 12-15 геоботанічних описів у різних типах лісу національного природного парку "Деснянсько-Старогутський" і прилеглих територіях було встановлено, що в асоціації *Mercurialis perennis-Quercetum roboris* класу *Quercus-Fegetea* частка видів в трав'яно-чагарничковому ярусі складає 65,7 %, в асоціації *Quercus-Pinetum* класу *Quercetum roboris-Petreae* – 63,7 %, в асоціації *Quercus-Piceetum* класу *Vaccinio-Piceetea* – 73,5 % (рис. 1). За літературними даними в різних типах лісів Полісся частка видів рослин в трав'яно-чагарничковому ярусі лежить на рівні 50–80 %.

Загальне число видів трав'яно-чагарничкового ярусу в лісах колишнього СРСР, за даними Ю.Є. Алексеева та ін. (1988), перевищує 1000. При цьому рідкісні види рослин, що охороняються згідно з Червоною книгою України та інших територій, в лісових фітоценозах, як правило, є компонентами трав'яно-чагарничкового ярусу [ZLOBIN et al., 2013].

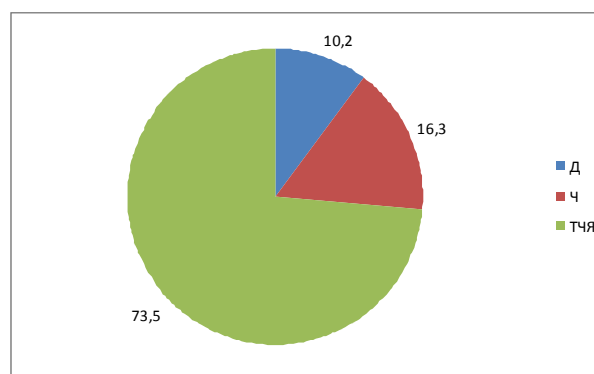
У складі флори трав'яно-чагарничкового ярусу спостерігаються загальні закономірності. При зміщенні з півночі на південь в ньому зростає частка дводольних рослин і частка видів рослин з різностатевими квітками [DEEV, SYDORSKY, 1976]. Характерною є не тільки зональна, але і регіональна специфіка видового складу трав'яно-чагарничкового ярусу. Наприклад, на Середньоруському підвищенні *Aegopodium podagraria* приурочена до її південних лісів, а *Galeobdolon luteum* – до північних [ARKHIPOVA, 2013].



А



Б



В

Рис. 1. Співвідношення числа видів деревного (Д), чагарникового (Ч) і трав'яно-чагарничкового ярусів (ТЧЯ) у асоціаціях: А – *Mercurialo perrenis-Quercetum roboris*, Б – *Quercus-Pinetum*, В – *Quercus-Piceetum*.

Fig. 1. Ratio of the number of species of wood (W), shrub (S) and herbaceous and subshrub layers (HSL) in associations: А – *Mercurialo perrenis-Quercetum roboris*, Б – *Quercus-Pinetum*, В – *Quercus-Piceetum*.

Флористичне багатство трав'яно-чагарничкового ярусу залежить від типу лісу. У лісах, що займають крайнє положення на осях екологічних чинників, тобто сухих, перезвожених, на бідних ґрунтах та ін., воно нижче, але завжди залишається значно вищим, ніж флористичне багатство ярусу дерев і чагарників.

Таким чином, на основі порівняльного флористичного аналізу встановлена висока флористична біорізноманітність трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових фітоценозах Українського Полісся і гетерогенність їх флори. В цілому, трав'яно-чагарничковий ярус в лісах є основним центром флористичної різноманітності. J. Merganiu et al. (2012) обґрунтовано стверджували, що "видова різноманітність трав і чагарників може розглядатися як індикатор стабільності лісових екосистем."

Трав'яно-чагарничковий ярус як специфічна структурна частина лісових фітоценозів. У вертикальній архітектоніці лісових фітоценозів трав'яно-чагарничковий ярус займає певне положення, але за властивостями видів рослин, що складають його, він гетерогенний. Розроблено багато різних підходів оцінювання характеру цієї гетерогенності.

Разом з флористичною різноманітністю для рослин трав'яно-чагарничкового ярусу характерна різноманітність за життєвими формами [KRYLOV, 1984]. Для лісових фітоценозів Полісся класів *Quercus-Fagetea*, *Quercetea robori-petreaea* і *Vaccinio-Piceetea*, як видно зі схеми на рис. 2, характерне абсолютне переважання гемікриптофітів. На другому місці знаходяться геофіти. В основному це багаторічні трави і чагарнички з вегетативним розмноженням. Склад життєвих форм в групі видів трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем свідчить про високу адаптованість цих видів рослин до умов зростання. В основному це види рослин, у яких зимуючі частини знаходяться в товщі ґрунту або на поверхні ґрунту і покриті шаром листового опаду.

Спостерігаються і інші аспекти різноманітності рослин трав'яно-чагарничкового ярусу. Л.Г. Ханіна та ін. (2006) розробили систему еколого-ценотичних груп, яка складається з шести наступних форм: *Bg* – бореальна (види ялинових і ялиново-ялицевих лісів), *Nm* – неморальна (види широколистяних лісів), *Nt* – нітрофільна (види чорновільхових лісів), *Pn* – борова (види сухих борів), *Md* – лугово-узлісна (види луків, узлісь) і *Wt* – водно-болотна (прибережно-водних і внутрішньоводних місцепроживань, низовинних і верхових боліт).

У лісових екосистемах Новгород-Сіверського Полісся генезис видів рослин, що складають ядро трав'яно-чагарничкового ярусу, пов'язаний як з європейським, так і з азійським континентами (рис. 3). Переважають види євразійського генезису (38,7%). Типи ареалів лісових трав і чагарничків чітко відображають географічне положення України і регіону досліджень.

У межах кожного лісового синтаксону можуть бути виділені групи видів рослин нижнього ярусу, які мають подібні вимоги до екологічного місцезростання. Одним з перших угруповань видів в лісових фітоценозах по їх екологічній схожості запропонував Н.Я. Кац (1943). Він використовував для цього коефіцієнт сполученої зустрічаємості. В даний час ця проблема може вирішуватися і на основі екологічних шкал [DIDUKH, 2012]. Обидва методи достатньо ефективні. Так, в таблиці 1 представлений набір з шести видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу, який за Н.Я. Кацом є "групою чорниці". Розрахунок екологічних характеристик цієї групи видів показав, що вона дійсно екологічно достатньо однорідна. Середнє відхилення для видів рослин по модулю тільки у *Goodiera repens* складає один бал екологічної шкали, а у решти видів він менший. За екологічним чинником у цій групі видів тільки по кислотності ґрунту відхилення від середнього перевищує 1,0 бал (яке, до речі, викликано тим же видом *Goodiera repens*).

В цілому, в межах кожного синтаксону в трав'яно-чагарничковому ярусі виділяється до 5–6 екологічних груп. Їх число залежить від складу деревостану та мозаїчності рельєфу і ґрунтового покриву.

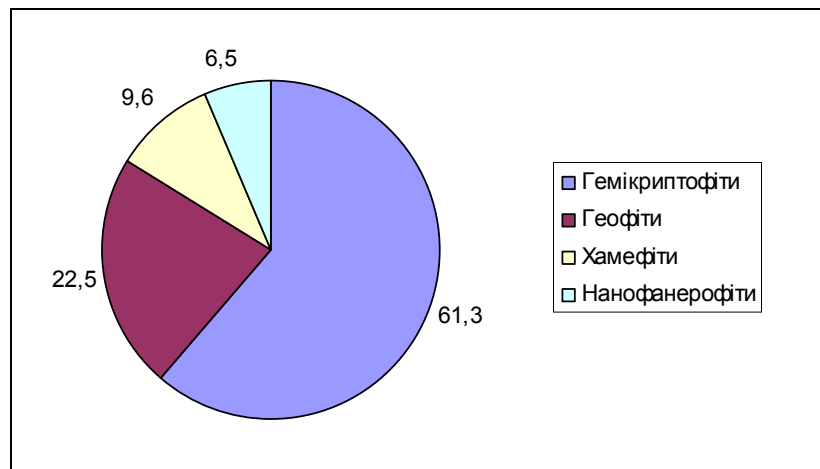


Рис. 2. Склад життєвих форм (у відсотках) групи видів трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем.

Fig. 2. The composition of life forms (in percentage) of a group of species of herbaceous and subshrub layer of forest ecosystems.

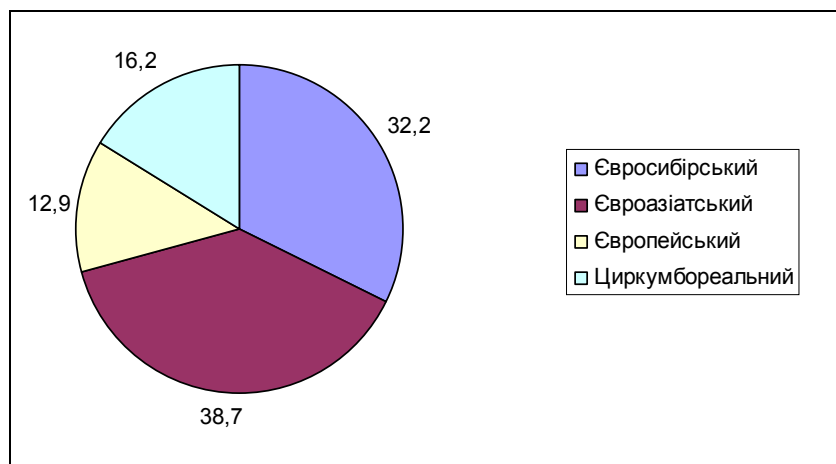


Рис. 3. Різноманітність групи видів трав'яно-чагарничкового ярусу за типом ареалу.

Fig. 3. A variety of group of herbaceous and subshrub layer species by type of area.

Здатність до трансформації в просторі і в часі. Важливою адаптивною здатністю рослин нижніх ярусів лісів є зміна видового складу, набору життєвої форми і типу морфологічної організації при сукцесійних або антропогенних трансформаціях лісових екосистем [KLIMSHIN et al., 2012]. Ряд дослідників бачать основну причину перетворення живого покриву Європейської Росії і суміжних територій з кінця плейстоцена до сучасності саме в зміні функціональних груп ключових видів (середовищеутворювачів), яка відбулася переважно в результаті антропогенних дій [TURUBANOVA, 2002].

Таблиця 1

Екологічні характеристики групи видів чорниці

Table 1

Ecological characteristics of group of species of blueberries

Види	Екологічні чинники						Середнє по модулю
	Hd	Rc	Nt	Tm	Ae	Lc	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	12,0/-0,2	3,5/+0,8	4,5/-0,7	7,0/-0,1	8,0/-1,0	5,5/-0,4	0,53
<i>Rhodococcum vitis-idaea</i>	11,5/+0,3	4,5/-0,2	4,0/-0,2	6,0/+0,9	8,0/-1,0	4,5/+0,6	0,53
<i>Linna borealis</i>	12,0/-0,2	3,5/+0,8	3,0/+0,8	5,5/+1,4	6,5/+0,5	4,0/+1,1	0,80
<i>Goodiera repens</i>	11,5/+0,3	7,0/-2,7	3,0/+0,8	8,0/-1,1	6,0/+1,0	5,0/+0,1	1,0
<i>Melampyrum pratense</i>	12,0/-0,2	3,5/+0,8	4,0/-0,2	7,5/-0,6	6,0/+1,0	7,0/-1,9	0,78
<i>Lycopodium annotinum</i>	12,0/-0,2	3,5/+0,8	4,0/-0,2	7,5/-0,6	7,5/-0,5	4,5/+0,6	0,48
Середнє по модулю	11,8/0,23	4,3/1,02	3,8/0,48	6,9/0,78	7,0/0,83	5,1/0,78	-

Примітка: Hd – режим зволоження, Rc – кислотність ґрунту, Nt – вміст азоту, Tm – терморезим, Ae – аерація ґрунту, Lc – освітленість. Чисельник – оптимальне значення, знаменник – відхилення від середнього по групі видів рослин.

У даний час лісові трави і чагарнички відрізняються великою різноманітністю способів запилення і розповсюдження насіння [PERSIVAL, 1965]. Але в певному значенні він достатньо однотипний, а характером репродукції рослин нижнього лісового ярусу є контраст по відношенню до репродукції лісоутворюючих деревних порід. S. Barrett та ін. (1987) при вивченні лісових трав показали, що квіти більшості видів рослин запилюються комахами, а ряд видів це поєднує з автогамією. Як показав проведений нами аналіз, в запиленні у трав і чагарничків лісових екосистем Полісся переважають різні форми зоофілії, в першу чергу ентомофілія. У механізмах розповсюдження плодів і насіння також переважає зоохорія – плоди в більшості випадків соковиті, на насінні можуть бути придатки, які використовують в їжу комахи. Це підтверджують і літературні дані. При насінневому розмноженні у лісових трав і чагарничків відзначаються автохорія, балістохорія, синзоохорія за участю мишоподібних гризунів, птахів, мурашок та ін., ендозоохорія. Для багатьох видів характерне поєднання декількох способів. У *Carex pilosa* і *Mercurialis perennis* реалізується п'ять способів дисперсії насіння і плодів, у *Pulmonaria obscura* і *Viola mirabilis* – чотири, у *Stellaria holostea*, *Polygonatum multiflorum*, *Asarum europaeum*, *Aegopodium podagraria* – три [BOGDANOVA, 2007].

У цілому в запиленні і розповсюдженні діаспорів у рослин нижніх ярусів лісів провідну роль відіграють тварини. Це робить успіх стійкого збереження видів лісових трав і чагарничків в екосистемі залежним від різноманітності й достатньої чисельності видів лісової фауни. Висловлюються побоювання, що в умовах глобального потепління клімату ці взаємозв'язки можуть бути порушені, і глибокі зміни в трав'яно-чагарничковому ярусі негативно позначаться на стійкості лісів в цілому [BELLEMARE, MOELLER, 2003].

Інша характерна відмінність рослин нижніх ярусів лісу – це наявність вегетативного розмноження і здібності до утворення клонів. За підрахунками Р.А. Карпіносової (1985), в широколистяних лісах до вегетативно-рухомих рослин живого покриву відноситься 47 % видів, до вегетативно-малорухливих – 48 %, а до вегетативно-нерухомих – тільки 5 %.

Склад, велика кількість і особливості репродуктивного циклу рослин в трав'яно-чагарничковому ярусі залежить, зокрема, і від фенологічних ритмів деревних рослин, формуючих даних фітоценоз. Наприклад, в дубових і липових лісах рослини нижнього ярусу весною розвиваються швидше і активніше, оскільки до розпускання листя на

деревах ґрунт швидше прогрівається і краще освітлений, тоді як у хвойних вічнозелених лісах цей ефект не виявляється [ZAVYALOV, 1949].

Таким чином, залежно від еколого-ценотичної ситуації у всіх видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу змінюється проходження етапів онтогенезу, тип морфогенезу, життєвий стан та ін. [SAKHAROV, 1951B]. У багатьох випадках трансформація трав'яно-чагарничкового ярусу в лісах у даний час викликається промисловими і сільськогосподарськими забрудненнями ґрунту і атмосфери [BELENKOV et al., 2009].

Трав'яно-чагарничковий ярус як індикатор еколого-ценотичних умов. Використання методів фітоіндикації дозволяє за складом трав'яно-чагарничкового ярусу оцінювати екологічний стан в даному лісовому фітоценозі точніше та більш інтегровано, ніж будь-яким іншим методом [OLKHOVICH, MUSIENKO, 2005, ZHUKOVA et al., 2010, DIDUKH, 2012]. В одному з останніх оглядів М. Diekmann (2003) показав, що фітоіндикаційний метод є кращим для оцінки еколого-фітоценотичного стану в будь-якому типі фітоценозів.

Наприклад, фітоіндикаційний екологічний аналіз свідчить, що в дубових лісах України у меншій мірі представлені гігрофіти (близько 2 % постійних видів). Дещо більше в цих лісах ксерофітів (близько 4 %). Значно вище частка мезогігрофітів (11 %) і мезоксерофітів (21 %), а переважають мезофіти (62 %) [NIKIFOROV, 2008]. За даними наших досліджень, схожа картина спостерігається в змішаних лісах Полісся. В цілому, в цьому регіоні для модельних видів бореальної еколого-ценотичної групи лімітуючими екологічними чинниками є омброкліматичний, зволоження ґрунтів і сольовий режим ґрунтів.

Точна реакція видів трав'яно-чагарничкового покриву на екологічні умови робить їх важливими діагностичними показниками при класифікації лісових фітоценозів. На флористичний склад цього ярусу спираються як методи виділення типів лісу за Погребняком і Воробйовим, так і методи класифікації синтаксонів за Браун-Бланке. В останньому випадку саме вони входять до складу діагностичних і характерних видів на рівні синтаксонів – союз і асоціація.

В цілому, індивідуальні екологічні амплітуди лісових трав відповідають екологічним режимам відповідних синтаксонів, і на природних територіях, що охороняються, як і при правильній господарській експлуатації цих лісів, структура нижніх ярусів збереже свою цілісність і самобутність.

Контроль перших етапів відновлення деревних порід. Тісна взаємообумовленість деревного і трав'яно-чагарничкового ярусу встановлена вже давно [ISACHENKO, 1954]. Сучасні дослідження [HIDDING et al., 2013] підтверджують, що склад і структура трав'яно-чагарничкового ярусу визначають спрямування сукцесійного процесу в лісових екосистемах. Загальну концепцію, яка розкриває функціонально-структурну обумовленість поновлювального процесу деревних рослин станом живого надґрунтового покриву, розробила В.Г. Скляр (2015). Згідно з цією концепцією, яка отримала назву "лісовідновлювальної імплементації", підріст деревних порід на ранніх етапах його росту послідовно "вбудовується" в окремі яруси лісового фітоценозу. Це відбувається зпочатку в ярус мохів і лишайників, потім в трав'яно-чагарничковий ярус, а далі в ярус підросту і, нарешті, дорослого деревостану. При "вбудовуванні" підросту деревних порід в кожен надземний і ґрунтовий яруси відбувається його глибока морфологічна і фізіологічна перебудова, пов'язана зі змінами освітленості, кількості вуглекислого газу в повітрі, вологості і хімічного складу ґрунту. Найбільш критичним ярусом, з яким пов'язана максимальна смертність проростків і підросту, є два перші яруси. Концепція лісовідновлювальної імплементації В.Г. Скляр особливо підкреслює значення живого надґрунтового покриву для стійкості лісових фітоценозів.

Успішність поновлювального процесу дерев багато в чому визначається складом і особливостями структури живого надґрунтового покриву. Трав'яно-чагарничковий ярус з високим загальним проектним покриттям виявляється несприятливим для підросту майже всіх видів деревних рослин. Особливо негативним чинником є задерніння ґрунту злаками.

Дія рослин трав'яно-чагарничкового ярусу на збереження насіння, їх проростання і розвиток підросту деревних рослин може бути як позитивною, так і негативною. Різноманітні і його механізми. Вони включають:

а) умови збереження і проростання насіння деревних порід, залежні від характеру лісової підстилки і структури мохово-лишайникового ярусу. Для порівняння екологічних умов проростання насіння різних видів рослин Ю.А. Злобін (1977) запропонував поняття про "екологічний ареал" проростання насіння. Встановлення ареалів проростання насіння лісових трав є зручним і інформативним інструментом для аналізу тих чинників середовища, які мають найбільш виражену дію на процес проростання насіння;

б) біохімічна дія корневих виділень в ґрунт і газоподібних речовин на насіння, проростки і ростові процеси у підросту [VIGOROV, 1950];

в) склад, хімічні і фізичні властивості лісової підстилки [STEPANOV, 1929];

г) видовий склад рослин трав'яно-чагарничкового ярусу.

Інвазія в природний трав'яно-чагарничковий ярус лісів чужорідних видів дуже часто надає різко виражену негативну дію на лісовідновлення. Зокрема, це було продемонстровано в лісових фітоценозах Англії на прикладі інвазії в них *Alliaria petiolata* [STINSON et al., 2007]. При цьому вирішальну роль може відігравати не тільки конкуренція за екологічні ресурси, але і за запилювачів, і агентів перенесення діаспор [TOTLAND et al., 2006].

В цілому, трав'яно-чагарничковий ярус є невід'ємною структурно-функціональною частиною будь-якого лісового угруповання, визначає його цілісність і стійкість, і не можна не погодитися з С.G. Van Steenis (1956), який для сукупності рослин трав'яно-чагарничкового ярусу запропонував термін "дріади", тобто лісові німфи – покровительки дерев у лісах.

References

- ALEKSEEV U.E., VAKHRONEEVA M.G., DENISOVA L.V. and others (1988). *Forest herbaceous plants. Biology and conservation*. Moscow: Agrarian industry publishing house, 223 p. [АЛЕКСЕЕВ Ю.Е., ВАХРАМЕЕВА М.Г., ДЕНИСОВА Л.В. и др. (1988). Лесные травянистые растения. Биология и охрана. Москва. Агропромиздат, 223 с.]
- АРХИПОВА М.В. (2013). *Fundamental research*, **11-6**: 1181-1185. [АРХИПОВА М.В. (2013) Анализ современного состояния широколиственных лесов Среднерусской возвышенности с использованием космических снимков Landsat. *Фундаментальные исслед.*, **11-6**: 1181-1185]
- BARRETT S., HELENURM K. (1987). The reproductive biology of boreal forest herbs. I. Breeding systems and pollination. *Canad. J. Bot.*, **65**: 2036-2046.
- BELENKOV D.A., ZALESOV S.V., BACHURINA A.V. (2009). *Agrarian Bulletin of the Urals*, **6** (60): 64-65. [БЕЛЕНКОВ Д.А., ЗАЛЕСОВ С.В., БАЧУРИНА А.В. (2009). Живой напочвенный покров как биоиндикатор состояния лесных насаждений. *Аграрн. вестн. Урала*, **6** (60): 64-65]
- BELLEMARE J, MOELLER D.A. (2013). Climate change and forest herbs of temperate deciduous forests. In: *Community dynamics and the role of disturbance*. Newgen, P. 460-508.
- BIERZYCHUDEK P. (1982). Life histories and demography of shade-tolerant forest herbs: a review. *New Phytol.*, **90**: 757-776.
- BOGDANOVA N.E. (2007). *Actual problems of geobotany*. Petrozavodsk, Part 1: 67-70. [БОГДАНОВА Н.Е. (2007). Особенности семенного расселения модельных видов трав в хвойно-широколиственном лесу. *Актуальные проблемы геоботаники*. Петрозаводск, Часть 1: 67-70]
- DEEV S.V., SIDORSKY A.G. (1976). *Botanical Journal*, **61**(4): 534-538. [ДЕЕВ С.В., СИДОРСКИЙ А.Г. (1976). Раздельнополюе формы покрытосеменных растений во флоре европейской части СССР. *Бот. журн.*, **61** (4): 534-538]

- DIDUKH YA.P. (2012). *Fundamentals of bioindication*. Kyiv: Naukova Dumka. 343 p. [Дідух Я.П. (2012). Основи біоіндикації. Київ: Наук. Думка. 343 с.]
- DIEKMANN M. (2003). Species indicator values as an important tool in applied plant ecology – a review *Basic and Applied Ecology*, Vol. 4: 493-506.
- FOREST encyclopedia (1985). Moscow: Soviet encyclopedia, 1: 563 p. [ЛЕСНАЯ энциклопедия (1985). Москва: Сов. энциклопедия, 1. 563 с.]
- HIDDING B., TREMBLAY J., CÔTÉ S. (2013). A large herbivore triggers alternative successional trajectories in the boreal forest. *Ecology*, **94** (12): 2852-2860.
- ISACHENKO T.I. (1954). *Tr. Botanical Institute*, **3** (9). [ИСАЧЕНКО Т.И. (1954). Травяной покров в лесных посадках Каменной степи Воронежской области. *Тр. ботан. инст.*, **3** (9)]
- KARPYNOVA R.A. (1985). Herbaceous plants of broadleaf forests of the USSR. Moscow: Nauka. 204 p. [КАРПИНОВА Р.А. (1985). Травянистые растения широколиственных лесов СССР. Москва: Наука. 204 с.]
- KATZ N.YA. (1943). *Botanical Journal*, **28** (4). [КАЦ Н.Я. (1943). На пути к познанию структуры лесных фитоценозов. *Ботан. журн.*, **28** (4)]
- KHANINA L.G., VOBROVSKY M.V., KOMAROV A.S. and others. (2006). *Forest science*. 1: 70-80. [ХАНИНА Л.Г., БОБРОВСКИЙ М.В., КОМАРОВ А.С. и др. (2006). Моделирование динамики разнообразия лесного напочвенного покрова. *Лесоведение*, 1: С. 70-80]
- KHITROVO A. (1908) *Forest Journal*, **1**: 27-55. [ХИТРОВО А. (1908). Значение растительного покрова в жизни леса и методы его изучения. *Лесн. журн.*, 1: 27-55]
- KLYMSHYN O.S. (2012). *Modern Phytomorphology*, 1: 201-204. [КЛИМШИН О.С. (2012). Адаптивні зміни біоморфотрав'яних вегетативно рухливих багаторічників у ході антропогенної сукцесії. *Modern Phytomorphology*, 1: 201-204]
- KRYLOV A.G. (1984). Life forms of forest phytocenoses. Lviv: Nauka. 181 p. [КРЫЛОВ А.Г. (1984). Жизненные формы лесных фитоценозов. Львів: Наука. 181 с.]
- MERGANIĆ J, MERGANIČOVA K., MARUŠAK R., VENDULA A. (2012). Plant Diversity of Forests. In: "*Forest Ecosystems – More than Just Trees*". Croatia, P. 3-28.
- NIKIFOROV V.V. (2008). *Problems of ecology and nature protection of technogenic region: interdepartmental collection of scientific papers*. Donetsk: DonNU, **8**: 83-90. [НИКИФОРОВ В.В. (2008). О результатах фитоиндикации экотопов природных биогеоценозов Среднего Приднепровья. *Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону*: міжвід. зб. наук. пр. Донецьк: ДонНУ, Вип. **8**: 83-90]
- OLHOVYCH P.L., MUSIYENKO M.M. (2005). Phytoindication and phytomonitoring. Kiev: Phytosociocentre, 93 p. [ОЛЬХОВИЧ П.Л., МУСИЄНКО М.М. (2005). Фітоіндикація та фітомоніторинг. Київ: Фітосоціоцентр, 93 с.]
- PACHOSKY I.K. (1921). Fundamentals of phytosociology. Kherson. 346 p. [ПАЧОСКИЙ И.К. (1921). Основы фитоценологии. Херсон. 346 с.]
- PERSIVAL M.S. (1965). *Floral biology*. Oxford: Pergamon Press.
- SAKHAROV M.I. (1951a). *Collection of scientific papers of the Institute of Biology of the Academy of Sciences of the Byelorussian SSR*, Vol. 2. [САХАРОВ М.И. (1951а). О зависимости развития лесных травянистых растений от условий обитания. *Сб. научных трудов Инст. биол. АН БелССР*. Вып. 2]
- SAKHAROV M.I. (1951b). *Collection of scientific papers of the Institute of Biology of the Academy of Sciences of the Byelorussian SSR*. Vol. 2 [САХАРОВ М.И. (1951). Некоторые данные о пластичности растений. *Сб. научных трудов Инст. биол. АН БелССР*. Вып. 2]
- SKLAR V.G. (2015). Author's Abstract, Thesis of the Candidate of Biological Sciences. Kiev. 44 p. [СКЛЯР В.Г. (2015). Природне відновлення як механізм забезпечення функціонування лісових фітоценозів Лівобережного Полісся України. Автореф. дис. докт. біол. наук. Київ. 44 с.]
- SMIRNOVA O.V. (1987). Herbaceous cover structure of broad-leaved forests. Moscow: Nauka, 206 p. [СМИРНОВА О.В. (1987). Структура травяного покрова широколиственных лесов. Москва: Наука, 206 с.]
- SNIGIREVA A.V. (1936). *Sov. Botan.*, No. 6. [СНИГИРЕВА А.В. (1936). Опыт экспериментального изучения борьбы за существование в природе (К познанию конкуренции корневых систем древесного и травяного ярусов в лесу). *Сов. ботан.*, № 6.]
- STEPANOV N.N. (1929). *Proc. Center. Forest experimental station*. Moscow: Publishing House Of Agricultural, **2**: 92 p. [СТЕПАНОВ Н.Н. (1929). Химические свойства лесной подстилки как основного фактора естественного лесовозобновления. *Тр. Центр. Лесн. опыт. станции*. Москва: Сельхозгиз, **2**: 92 с.]
- STINSON K., KAUFMAN S., L. DURBIN, LOWENSTEIN F. (2007). Impacts of Garlic Mustard Invasion on a Forest Understory Community. *Northeastern Naturalist*, **14** (1): 73-88.
- TOTLAND Ø., NIELSEN A., BJERKNES A.-L. et al. (2006). Effects of an exotic plant and habitat disturbance on pollinator visitation and reproduction in a boreal forest herb. *Amer. J. Botany*, **93** (6): 868-873.

- TURUBANOVA S.A. (2002). Author's Abstract, Thesis of the Candidate of Biological Sciences. Moscow. 23 p. [ТУРУБАНОВА С.А. (2002). Экологический сценарий истории формирования живого покрова Европейской России и сопредельных территорий на основе реконструкции ареалов ключевых видов животных и растений. Автореф. дис. канд. биол. наук. Москва. 23 с.]
- VAN STEENIS C.G. (1956). Basic principles of rain forest sociology. Study of tropical vegetation. *Actes du colloque de Kandy*, Vol. 195: 159-165.
- VIGOROV L.I. (1950). *Collection on afforestation*. Moscow-Leningrad: 20-26. [ВИГОРОВ Л.И. (1950). О влиянии корневых выделений травянистых растений на сеянцы древесных растений. *Сб. по лесоразведению*. Москва-Ленинград: 20-26]
- ZAVYALOV M.V. (1949). *Scientific notes of Leningrad State University*, A series of Biol. Science. **17** (92). [ЗАВЬЯЛОВ М.В. (1949). О влиянии древесного полога насаждений сосны и дуба на почву и травяной покров. *Уч. зап. Ленинградского гос. унив.*, Серия биол. науки. **17** (92)]
- ZHUKOVA L.A., DOROGOVA Y.A., TURMUKHAMEDOVA N.V. and others. (2010). Ecological scales and methods of analysis of the ecological plant diversity. Yoshkar-Ola, 368 p. [ЖУКОВА Л.А., ДОРОГОВА Ю.А., ТУРМУХАМЕДОВА Н.В. и др. (2010). Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. Йошкар-Ола, 368 с.]
- ZLOBIN YU.A., SKLYAR V.G., KLIMENKO A.A. (2013). Populations of rare plant species: theoretical basis and research methodology. Sumy: Univ. book, 439 p. [ЗЛОБИН Ю.А., СКЛЯР В.Г., КЛИМЕНКО А.А. (2013). Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Унив. книга, 439 с.]
- ZLOBIN YU.A. (1960). Live ground cover of spruce forests as a factor of the natural regeneration of spruce. Tyumen: Tyumen publishing house, 43 p. [ЗЛОБИН Ю.А. (1960). Живой покров еловых лесов как фактор естественного возобновления ели. Тюмень: Тюменское книжное изд-во, 43 с.]
- ZLOBIN YU.A. (1977). *Ecology*, 1: 40-45. [ЗЛОБИН Ю.А. (1977). Экология прорастающих семян сосны обыкновенной и ели европейской. *Экология*, 1: 40-45]

Рекомендує до друку

І.І. Мойсієнко

Отримано 13.05.2015

Адреса автора:

I.M. Kovalenko

Сумський національний аграрний університет

вул. Г. Кондратьєва, 160/5

Суми, 40021

Україна

e-mail: kovalenko_977@mail.ru

Author's address:

I.N. Kovalenko

Sumy National Agrarian University

160/5, G.Kondrateva str.

Sumy, 40021

Ukraine

e-mail: kovalenko_977@mail.ru