Теоретичні та прикладні питання

Внутрішньопопуляційна структура та методика її вивчення у деревних лісоутворюючих видів

ВІКТОРІЯ ГРИГОРІВНА СКЛЯР
ЮЛІАН АНДРІЙОВИЧ ЗЛОБІН

СКЛЯР В.Г., ЗЛОБІН Ю.А. (2013). **Внутрішньопопуляційна структура та методика її вивчення у деревних лісоутворюючих видів.** *Чорноморськ. бот. ж.*, **9** (3): 316-329.

Для деревних лісоутворюючих видів здійснений аналіз їхньої внутрішньопопуляційної структури, який базується на врахуванні екосистемного статусу різних груп особин. Показано, що формування чітко виражених внутрішньопопуляційних структурних груп (когорт) є одним із наслідків загальнобіологічних особливостей, характерних для рослин цієї життєвої форми. Когорти сформовані із особин, різноманітних за рядом ознак (за віком, розміром, віталітетом тощо). Це є об'єктивною підставою щодо застосування ряду методів, апробованих при дослідженні популяцій загалом, для вивчення стану внутрішньопопуляційних структурних груп. Теоретичний аналіз проблеми внутрішньопопуляційної структури деревних лісоутворюючих видів доповнено її розглядом на прикладі *Acer platanoides*.

Ключові слова: популяції, структура популяцій, лісові екосистеми, Новгород-Сіверське Полісся

SKLIAR V.G., ZLOBIN YA.A. (2013). **Intrapopulation structure and its studying technique of woody-formbuilding tree species.** *Chornomors'k. bot. z.,* **9** (3): 316-329.

For forest tree species analyzed their intrapopulation structure, which was based on analysis of the ecosystem status of different groups of plants. It is shown that the formation of distinct intrapopulation structural groups (cohorts) is one of the consequences of general biological features characteristic of these plant life forms. Cohorts were formed of plants from a number of different characteristics (age, size, vitality etc.). It is an objective basis for a range of methods tested in the studying of population as a whole, for the studying of structural intrapopulation groups. The theoretical analysis of the intrapopulation structure problem of forest-forming tree species was supplemented by its consideration on the example of *Acer platanoides*.

Key words: population, population structure, forest ecosystems, Novgorod-Siversk' Polissia

СКЛЯР В.Г., ЗЛОБИН Ю.А. (2013). **Внутрипопуляционная структура и методика ее изучения у древесных лесообразующих видов.** *Черноморск. бот. ж.,* **9** (3): 316-329.

Для древесных лесообразующих видов проведен анализ их внутрипопуляционной структуры, который базировался на учете экосистемного статуса различных групп особей. Показано, что формирование четко выраженных внутрипопуляционных структурных групп (когорт) является одним из следствий общебиологических особенностей, характерных для растений этой жизненной формы. Когорты сформированы из особей, разнообразных по ряду признаков (возрасту, размеру, виталитету и т.д.). Это является объективным основанием для применения ряда методов, апробированных при исследовании популяций в целом, для изучения состояния внутрипопуляционных структурных групп. Теоретический анализ

© В.Г. Скляр, Ю.А. Злобін

проблемы внутрипопуляционной структуры древесных лесообразующих видов дополнен рассмотрением на примере *Acer platanoides*.

Ключевые слова: популяции, структура популяций, лесные экосистемы, Новгород-Северское Полесье

Починаючи з перших років свого становлення й протягом декількох десятиліть подальшого розвитку, популяційна екологія рослин в якості основних об'єктів мала трав'янисті багаторічні рослини [RABOTNOV, 1950; TSENOPOPULATSIYI…, 1988; ZHUKOVA, 1995; BEGON et al., 2006; ZHYLYAEV, 2006]. Внаслідок цього не тільки популяції дерев, а й деякі види структури виявились менш охопленими дослідженнями. Останній факт, зокрема, стосується вікових характеристик популяцій, аналіз яких для трав практично не проводиться через відсутність методів, що дозволяють встановлювати точний календарний вік особин.

Вивчаючі популяції трав'янистих рослин, дослідник має справу з особинами, які, маючи ті чи інші відмінності в своєму стані, в більшості випадків знаходяться в одному ярусі фітоценозу, і, отже, їх екосистемні зв'язки та еколого-фітоценотична роль виявляються подібними. Для популяцій деревних видів така ситуація не характерна. У них по мірі збільшення календарного віку відбувається суттєва – в десятки і сотні разів – зміна розмірів особин (загальної фітомаси, висоти та ін.). Це веде до формування в межах однієї популяції того чи іншого виду дерев внутрішньопопуляційних груп рослин, які мають свої біолого-екологічні особливості та відрізняються розташуванням основних фотосинтезуючих органів у різних ярусах, а коренів у різних грунтових горизонтах. Екосистемна роль таких внутрішньопопуляційніх утворень також істотно різниться. Попри очевидність зазначених фактів це питання є малодослідженим. Значущість виділення внутрішньопопуляційних груп та поглибленого вивчення їх стану полягає і в сприянні ширшому застосуванню комплексного популяційного аналізу та, відповідно, зменшенню такого недоліку, притаманному багатьом популяційним дослідженням, як обмеженість вивчення популяції оцінкою 1–3 популяційних ознак.

Метою цієї публікації є аналіз внутрішньопопуляційної структури лісоутворюючих деревних видів, який базується на урахуванні екосистемного статусу різних груп особин. Теоретичний аналіз проблеми внутрішньопопуляційної структури дерев доповнено її розглядом на прикладі *Acer platanoides* L.

Внутрішньопопуляційні групи у деревних видів рослин та методика їх вивчення

Починаючи з 2002 року в межах Новгород-Сіверского Полісся нами проводиться вивчення природного поновлення провідних лісоутворюючих видів регіону: *Pinus sylvestris* L., *Quercus robur* L., *A. platanoides*, *Betula pendula* Roth. та ін. Для розв'язання поставленого завдання була розроблена оригінальна методика, яка включала ряд елементів. По-перше, популяція деревної породи поділялась на когорти. Кожна з них виділялась за комплексом ознак і об'єднувала рослини, розташовані в певному ярусі лісового угруповання і що виконують подібні екосистемні функції. По-друге, для кожної окремо взятої когорти здійснювався аналіз її вікової, онтогенетичної, розмірної та віталітетної структури.

В основу поділу популяцій дерев на внутрішньопопуляційні структурні групи – когорти – покладена схвалена в лісівництві методика реєстрації підросту і дерев, доповнена оцінкою розміру рослин, їх онтогенетичного стану і положення в архітектоніці лісової екосистеми. Важливим критерієм щодо виділення когорт є їх знаходження в певному ярусі лісового фітоценозу і морфологічна організація особин.

Загалом для дерев пропонується виділення наступних внутрішньопопуляційних структурних груп – когорт:

Сходи. Рослини, що з'явилися навесні поточного року. Для видів з надземним проростанням характерною ознакою є наявність сім'ядоль. Ці рослини розміщуються нижче основного намету листового покриву трав'яно-чагарничкового ярусу. У загальноприйнятій системі дискретного опису онтогенезу вони відповідають категорії «p».

Проростки. Рослини 1–3 року життя, а у деяких видів і більше. Мають справжні листки, зазвичай ювенільних форм. Залежно від виду деревної рослини вони знаходяться або в наметі листового покриву трав'яно-чагарничкового ярусу, або нижче нього. За онтогенетичним станом це збірна група: до неї можуть входити особини категорії «p» і ювенільні особини категорії «j».

Дрібний підріст. Це когорта рослин, яка розміщена повністю в трав'яно-чагарничковому ярусі лісового фітоценозу. Особини мають висоту до 50 см, рідше – 50–70 см. Коренева система їх поверхнева. Календарний вік від 3–5 років до десятків років. У ряді випадків дрібний підріст виступає як резервна група рослин, що переходить до активного росту у висоту при зміні умов зростання. За онтогенетичним станом це ювенільні або імматурні особини, а в несприятливих екологічних умовах ще й так звані квазісенільні.

Середній підріст. Рослини цієї когорти «виходять» з трав'яно-чагарничкового ярусу і «вбудовуються» в ярус чагарників. Особини середнього підросту в основному охоплюють висотний діапазон від 0,5 м до 2,5 м. За календарним віком вони дуже різні: 10–11 і більше років. Це переважно імматурні, рідше віргінільні рослини. Всі вони вирізняються досить швидким ростом у висоту.

Великий підріст. Особини з когорти великого підросту знаходяться в ярусі лісових чагарників. Порівняно з дрібним і середнім підростом їх коренева система розміщена в більш глибоких шарах грунту. Переважним чином це рослини висотою 2,5–8,0 м. Їх календарний вік зазвичай більше 20–25 років (залежно від виду).

Молоді дерева верхнього ярусу лісу знаходяться в стані «вбудовування» в ярус деревостану лісового угруповання. Це віргінільні особини, дещо нижчі за основний намет деревостану.

Генеративні дерева верхнього ярусу лісу. Цю когорту складають рослин g_1 – g_3 станів. До неї відносяться і субсенільні особини, які ще зберігають репродуктивну здатність. Висота і вік дерев когорти визначаються їх видовою належністю.

В таблиці 1 (перший стовпчик) наведені основні параметри, що реєструються при комплексному вивченні популяцій загалом [ZLOBIN, 2012]. В той же час кожна з когорт, як внутрішньопопуляційна структурна одиниця, відрізняється певними відмінностями в стані особин, що входять до її складу, та, відповідно, потребує додаткового популяційного аналізу. Основні його види представлені в таблиці 1 (стовпчики 2–8). Аналіз проводиться в залежності від типу когорти в різному обсязі, але найбільш інформативним є вивчення онтогенетичної, розмірної та віталітетної структури кожної з когорт окремо. Важливою також є оцінка календарного віку особин та їх чисельності – як в межах популяційного поля взагалі, так і в розрахунку на одиницю його площі.

Теоретичні та методичні підходи, сутність яких викладена вище, проілюстровані на прикладі *A. platanoides* та когорт його дрібного підросту, формування яких відповідає одному з критичних етапів природного поновлення лісів. Відповідно до рекомендацій, наданих в таблиці 1, дослідження дрібного підросту як внутрішньопопуляційної групи рослин супроводжувалося оцінкою його щільності під наметом лісових фітоценозів, просторової, онтогенетичної, вікової, розмірної та віталітетної структур. При цьому віковий склад – це склад когорти за календарним

віком рослин. Онтогенетична структура відображує представленість рослин, різних за онтогенетичним станом. Відповідно, поняття та терміни, розроблені популяційною школою Т.О. Работнова та О.О. Уранова, використовуються тільки для характеристики онтогенетичних спектрів.

Таблиця 1

Ознаки, що характеризують стан популяцій в цілому та окремо взятих внутрішньопопуляційних структур

Table 1

Signs characterize the population as a whole and separately taken intrapopulation structures

Ознаки	Показники, що реєструються при оцінці стану популяції в цілому	Показники стану внутрішньопопуляційних структур						
		сходи	проростки	дрібний підріст	середній підріст	великий підріст	молоді дерева верхнього ярусу	генеративні дерева верхнього ярусу
Кількість особин, шт.	+	+	+	+	+	+	+	+
Щільність, шт./м^2	+	+	+	+	+	+	+	+
Площа популяційного поля, м^2	+							
Просторова структура	+	+	+	+	+	+	+	+
Вікова структура	+		+	+	+	+	+	+
Онтогенетична структура	+		+	+	+	+	+	+
Віталітетна структура	+	+	+	+	+	+	+	+
Розмірна структура	+	+	+	+	+	+	+	+
Гендерна структура[1]	+							+

Примітка: гендерна структура реєструється лише тільки для рослин, у яких маточкові й тичинкові квітки розташовані на різних особинах.

В досліджуваних лісових фітоценозах розташовувались ділянки площею 100 м^2 в кількості не менше 10 шт. На цих ділянках здійснювали: а) загальний облік особин дрібного підросту; б) кількість рослин дрібного підросту, що репрезентують той чи інший онтогенетичний стан. Належність рослин до певного онтогенетичного стану оцінювали з урахуванням рекомендацій О.В. Смирнової, А.А. Чистякової, Л.Б. Заугольнової, О.І. Євстігнєєва та ін. [CHYSTYAKOVA et al., 1989; EVSTIGNEEV et al., 1992; VOSTOCHNOEVROPEJSKIYE…, 1994; ONTOGENY…, 1999; SMIRNOVA, BOBROVSKIY, 2001]. Результати обліків, здійснених на ділянках площею 100 м^2, є базовими щодо визначення щільності рослин дрібного підросту на 1 га популяційного поля та онтогенетичної структури його когорт.

Для оцінки просторової структури когорт дрібного підросту в досліджуваних фітоценозах закладалися трансекти довжиною 100 м, які складалися із розташованих одна біля одної ділянок площею 0,25 м^2. На кожній з них підраховувалася кількість рослин дрібного підросту *A. platanoides*. Отриманий матеріал опрацьовували з використанням критеріїв, що дозволяють виявити контагіозне розміщення особин: критерія Мура та критерія відносної дисперсії [GRAIG-SMIT, 1967; VASILEVICH, 1969]. Підставою для їхнього використання була значна частка площ поновлення зі щільністю собин даної категорії молодого покоління на рівні 0,4–8,0 шт./м^2. Обидва критерії дали принципово подібні результати.

Оцінці вікової, розмірної та віталітетної структури передувало застосування до особин дрібного підросту *A. platanoides* детального морфометричного аналізу, який супроводжувався визначенням 20 статичних та метричних морфопараметрів, в тому

числі і календарного віку [MCCARTHY et al., 2001]. Цей показник визначали за результатами підрахунку в особин кількості річних кілець.

Аналіз вікової структури когорт супроводжувався не тільки оцінкою частки в складі дрібного підросту рослин певного календарного віку, а й визначенням належності спектрів до категорії «континуальних» чи «дискретних», а також встановленням типу вікової структури. Континуальними є спектри, в складі яких присутні особини всіх вікових градацій, а дискретними – ті, в яких відсутні рослини певного віку [ZLOBIN, 2009]. Тип вікової структури оцінювався на основі підходів Н.І. Ставрової [STAVROVA, 2007], яка виділила такі різновиди: тип А – розподіл мономодальний, з позитивною асиметрією і піком на рослинах молодших вікових груп; тип В – розподіл мономодальний, з негативною асиметрією і піком на рослинах старшої вікової групи; тип С – розподіл мономодальний, з піком на середньовікових рослинах; тип D – розподіл бімодальний, з одним піком на молодих рослинах і другим – на найстарших.

Розмірна структура когорт дрібного підросту вивчалася за наступним алгоритмом:

1. Для всієї сукупності особин дрібного підросту *A. platanoides,* охоплених дослідженням, визначені мінімальні та максимальні значення двох морфометричних параметрів: висоти та діаметра стовбура.

2. На підставі врахування найбільших і найменших значень, для кожного з цих морфопараметрів були визначені класи розмірності.

3. Для сукупності двох морфопараметрів складена матриця класів розмірності.

4. З урахуванням абсолютних значень висоти та діаметра стовбура було визначене місце кожної особини в полі матриці.

5. Розрахований відсоток особин, що репрезентують різні класи розмірності.

6. Складена підсумкова узагальнююча таблиця та на її основі розрахований індекс різноманітності розмірної структури (IDSS).

Остання характеристика являє собою виражену у відсотках частку від кількості виявлених в даному фітоценозі варіантів сполучення різних розмірних класів висоти та діаметра стовбура (*Nf*) до загальної, теоретично розрахованої кількості таких сполучень (*Nt*):

$$IDSS = (Nf / Nt)^{x} 100\%$$

Оцінка віталітетної структури когорт дрібного підросту здійснювалась відповідно до методичних підходів, визначених Ю.А. Злобіним [ZLOBIN, 1989, 2009]. На основі кореляційного та факторного рішення в якості морфопараметрів, що відображують рівень віталітету (життєвості) особин дрібного підросту *A. platanoides,* були обрані: абсолютна швидкість росту у висоту (см/рік), абсолютна швидкість приросту фітомаси (г/рік) та загальна площа листової поверхні ($см^2$). З опорою на зазначені показники оцінювалася належність рослин до певного класу віталітету: високого (клас «a»), проміжного (клас «b») та низького (клас «c»).

Аналіз внутрішньопопуляційної структури *Acer platanoides* та характеристика стану когорт дрібного підросту

В умовах Новгород-Сіверського Полісся *A. platanoides* зростає у складі різноманітних лісів: соснових, дубово-соснових, дубових, кленово-дубових, березових та ін. Інвазія *A. platanoides* в значну кількість лісових фітоценозів відзначається багатьма вченими [WYCKOFF et al., 1996; WANGEN et al., 2006; MEINERS, 2005; MARTIN et al., 2006]. Для регіону дослідження найбільш репрезентативними щодо представленості популяцій *A. platanoides* виявилися угруповання дванадцяти асоціацій (табл. 2).

Встановлено, що *A. platanoides* в різних лісорослинних умовах суттєво відрізняється за наявністю внутрішньопопуляційних груп. За даною ознакою найбільш повними виявилися популяції з кленово-дубових лісів. В складі угруповань *Acereto – Quercetum coryloso – aegopodiosum* та *Acereto – Quercetum stellariosum* популяції *A. platanoides* сформовані з семи внутрішньопопуляційних груп: від сходів до генеративних дерев ярусу деревостану. У ряді інших угруповань (*Tilieto – Quercetum stellariosum, Betuletum stellariosum, Betuletum caricosum*) в популяціях *A. platanoides* наявні когорти сходів, проростків, різних категорій підросту і молодих дерев ярусу деревостану. В угрупованнях *Querceto – Pinetum corylosum nudum, Quercetum convallariosum* складовими внутрішньопопуляційної структури *A. platanoides* виступають когорти сходів, проростків, а також дрібного і середнього підростів. В угрупованнях *Pinetum pleuroziosum, Pinetum coryloso – vacciniosum, Pinetum vacciniosum* представлені когорти сходів, проростків і дрібного підросту, а *Quercetum coryloso – convallariosum* – сходів, проростків і середнього підросту.

В ряді угруповань має місце явище «випадання» із спектрів певних внутрішньопопуляційних груп. Зокрема, в *Quercetum aegopodiosum* це характерно для когорт великого підросту та молодих дерев, в *Quercetum coryloso – convallariosum* – для дрібного підросту, в *Tilieto – Quercetum stellariosum* – для середнього підросту, в *Betuletum caricosum* та *Betuletum stellariosum* – для великого підросту. Зазначені факти є свідченням досить тісного зв'язку між утворенням внутрішньопопуляційних груп і наявністю «хвиль» поновлення. Це обумовлено зміною у дерев з роками кількості та якості насіння, а також екологічних характеристик місцезростань.

Таблиця 2

Представленість внутрішньопопуляційних структурних груп (когорт) у складі популяцій *Acer platanoides* з різних лісових фітоценозів Новгород-Сіверського Полісся

Table 2

Representation of intrapopulation structural groups (cohorts) within populations *Acer platanoides* in forest phytocoenoses of Novgorod-Sivers'k Polissia

Угруповання	Наявність внутрішньопопуляційних структурних груп (когорт)[1]
Pinetum pleuroziosum	1, 2, 3
Pinetum (sylvestris) coryloso (avellanae) – vacciniosum (myrtilli)	1, 2, 3
Pinetum (sylvestris) vacciniosum (myrtilli)	1, 2, 3
Querceto (roboris) – Pinetum (sylvestris) corylosum (avellanae) nudum	1, 2, 3, 4
Quercetum (roboris) aegopodiosum (podagrariae)	1, 2, 3, 4, 7
Quercetum (roboris) convallariosum (majalis)	1, 2, 3, 4
Quercetum (roboris) coryloso (avellanae) – convallariosum (majalis)	1, 2, 4
Acereto (platanoiditis) – Quercetum (roboris) coryloso (avellanae) – aegopodiosum (podagrariae)	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7
Acereto (platanoiditis) – Quercetum (roboris) stellariosum (holosteae)	1, 2, 3, 4, 5, 6,7
Tilieto (cordatae) – Quercetum (roboris) stellariosum (holosteae)	1, 2, 3, 5, 6
Betuletum (pendulae) caricosum (pilosae)	1, 2, 3, 4, 6
Betuletum (pendulae) stellariosum (holosteae)	1, 2, 3, 4, 6

Примітка: в таблиці цифрами позначені наступні внутрішньопопуляційні структурні групи: 1 – сходи, 2 – проростки, 3 – дрібний підріст, 4 – середній підріст, 5 – великий підріст, 6 – молоді віргінільні дерева, 7 – генеративні дерева.

З числа досліджених популяцій *A. platanoides* когорти дрібного підросту відсутні лише в тій, що сформувалася в умовах угруповання *Quercetum coryloso – convallariosum*.

В усіх інших асоціаціях щільність даної категорії молодого покоління під наметом лісу коливається від от 100 до 15200 рослин/га. Найменшою (100–200 рослин /га) вона є в асоціаціях *Pinetum vacciniosum*, *Betuletum stellariosum*, а найбільші показники характерні для *Quercetum aegopodiosum* (8800 рослин/га), *Acereto – Quercetum coryloso – aegopodiosum* (15200 рослин/га). В більшості угруповань когортам притаманне контагіозне просторове розміщення, і лише в деяких (*Pinetum coryloso – vacciniosum, Tilieto – Quercetum stellariosum, Betuletum stellariosum*) воно є випадковим (табл. 3). Широка представленість у дрібного підросту контагіозного типу просторової структури обумовлена наявністю в лісовій екосистемі «ніш або вікон відновлення», де умови є найбільш сприятливими для накопичення плодів (насіння), їх збереження та проростання [SKLYAR, 2012]. Природно, що цей тип розміщення зберігається при переході особин у наступні типи когорт.

За онтогенетичною структурою когорти дрібного підросту виявилися досить однорідними і в основному (на 90–100%) сформованими з рослин імматурного (im_1) онтогенетичного стану. В той же час його особини суттєво відрізнялись за календарним віком. Значення цього показника у них переважним чином коливається від 3 до 20 років. В більшості фітоценозів вікові спектри є дискретними і лише в асоціаціях *Quercetum aegopodiosum, Betuletum caricosum* та *Betuletum stellariosum* – континуальними (рис. 1, 2).

В угрупованнях *Pinetum pleuroziosum, Querceto – Pinetum corylosum nudum, Quercetum aegopodiosum, Acereto – Quercetum coryloso – aegopodiosum, Acereto – Quercetum stellariosum, Tilieto – Quercetum stellariosum, Betuletum caricosum* представлені вікові спектри, яким притаманний мономодальний розподіл з позитивною асиметрією і піком на рослинах молодших вікових груп (тип А). Дрібний підріст з асоціацій *Pinetum vacciniosum, Pinetum coryloso – vacciniosum, Quercetum convallariosum, Betuletum stellariosum* вирізняється віковими спектрами з мономодальним розподілом з піком на середньовікових рослинах (тип С). Переважання спектрів типу А є закономірним наслідком відмирання певної частки рослин по мірі їх дорослішання, а також переходу особин з категорії дрібного підросту до складу когорт середнього підросту.

За результатами оцінки розмірної структури дрібного підросту *A. platanoides* встановлено: найбільш різноманітною вона є у когорт, що зростають в асоціації *Quercetum convallariosum* (табл. 4). Тут наявний підріст Ia–V розмірних класів висоти та I–Va класів діаметру, які формують 16 варіантів їх сполучення. Значення індексу розмірної структури при цьому сягають 38,1% і в 1,1–5,4 рази є вищими, ніж в інших асоціаціях. У ній найбільшу питому вагу складають рослини наступних варіантів сполучення розмірних класів висоти та діаметру: II–III – 20,7%, тобто особини висотою 30–40 см і діаметром 0,6–0,8 см. Найменшою (по 2,6–2,9%) є питома вага рослин з таким сполученням розмірних класів висоти та діаметру: IV–III (висота 10,0–20,0 см, діаметр 0,6–0,8 см), Ia–III (висота 50,1–54,5 см, діаметр 0,6–0,8 см).

Дрібний підріст *A. platanoides* з асоціації *Pinetum pleuroziosum*, порівняно з підростом з асоціації *Quercetum convallariosum,* має нижчі значення індексу різноманітності розмірної структури, який дорівнює 35,7%. В асоціації *Pinetum pleuroziosum* представлений підріст Ia–V розмірних класів висоти та діаметру, які формують 15 варіантів їх сполучення. Серед підросту переважають рослини таких розмірних класів висоти та діаметру: IV–IV (19,1%) та III–III (16,2%), що в абсолютному вираженні відповідає висоті 10–30 см і діаметру 0,4–0,8 см. Найменшу частку (по 1,4–1,9%) складають рослини з наступним сполученням розмірних класів: Ia – I, I–I, Ia–II (в абсолютному вираженні відповідає висоті 40,0–53,9 см і діаметру 0,8–1,2 см), V–V (висотою до 10 см і діаметром 0,2–0,4 см).

Таблиця 3

Ознаки когорт дрібного підросту *Acer platanoides* з різних лісових фітоценозів Новгород-Сіверського Полісся

Table 3

The signs of cohorts of small undergrowth of *Acer platanoides* from different forest phytocoenoses of Novgorod-Sivers'k Polissia

№	Угруповання	Ознаки вікової структури		Віталітетна структура когорти	Тип просторового розміщення
		діапазон вікових груп, представлених в спектрах	віковий спектр континуальний (К) чи дискретний (Д)		
1	*Pinetum pleuroziosum*	4 - 17	Д	переважають рослини класу «c»	контагіозне
2	*Pinetum coryloso – vacciniosum*	10 - 22	Д	переважають рослини класу «c»	випадкове
3	*Pinetum vacciniosum*	7 - 14	Д	переважають рослини класу «a»	контагіозне
4	*Querceto – Pinetum corylosum nudum*	4 - 20	Д	переважають рослини класу «b»	
5	*Quercetum aegopodiosum*	4 - 10	К	переважають рослини класу «c»	
6	*Quercetum convallariosum*	5 - 15	Д	переважають рослини класу «a»	
7	*Acereto – Quercetum coryloso – aegopodiosum*	3 - 16	Д	переважають рослини класу «b»	
8	*Acereto – Quercetum stellariosum*	3 - 14	Д	переважають рослини класу «b»	
9	*Tilieto – Quercetum stellariosum*	7 - 17	Д	переважають рослини класу «c»	випадкове
10	*Betuletum caricosum*	3 - 11	К	переважають рослини класу «c»	контагіозне
11	*Betuletum stellariosum*	3 - 11	К	переважають рослини класу «b»	випадкове

Таблиця 4

Розмірна структура дрібного підросту *Acer platanoides* в різних лісових фітоценозах Новгород-Сіверського Полісся

Table 4

The size structure of small undergrowth of *Acer platanoides* in different forest phytocoenoses of Novgorod-Sivers'k Polissia

Морфометричні параметри				Частка (%) особин різного розміру в складі асоціацій (нумерація асоціацій відповідає табл. 3)										
висота особин		діаметр стебла												
клас	амплітуда абсолютних значень, м	клас	амплітуда абсолютних значень, см	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Ia	більше 0,5	I	1,0 – 1,2	1,4	12,3									
Ia	більше 0,5	II	0,8 – 1,0	1,6		13,4			3,4					
Ia	більше 0,5	III	0,6 – 0,8						2,9					
I	0,4 – 0,5	I	1,0 – 1,2	1,9					3,2					
I	0,4 – 0,5	II	0,8 1,0				6,9		16,2	2,5				
I	0,4 – 0,5	III	0,6 – 0,8				2,8		4,4		7,5			
I	0,4 – 0,5	IV	0,4 – 0,6						4,1					
II	0,3 – 0,4	Ia	більше 1,2	3,0										
II	0,3 – 0,4	I	1,0 – 1,2	4,6										
II	0,3 – 0,4	II	0,8 – 1,0	5,9					3,4	4,2				
II	0,3 – 0,4	III	0,6 – 0,8	4,3		36,2	7,3		20,7	4,1			6,5	6,8
II	0,3 – 0,4	IV	0,4 – 0,6				3,6		7,2	8,9	7,8	17,4		27,4
III	0,2 – 0,3	I	1,0 – 1,2	4,4										
III	0,2 – 0,3	II	0,8 – 1,0	11,8	11,1				6,5	6,8	8,2			
III	0,2 – 0,3	III	0,6 – 0,8	16,2	23,0	50,4		4,9	5,8	3,2	23,1	4,3		13,9
III	0,2 – 0,3	IV	0,4 – 0,6	8,8	9,7		20,7	22,0		17,8		30,5	20,0	25,9
III	0,2 – 0,3	V	0,2 – 0,4				3,7	4,7		4,3		21,7	7,2	
IV	0,1 – 0,2	II	0,8 – 1,0								23,5			
IV	0,1 – 0,2	III	0,6 – 0,8	7,6					2,6		29,9			6,5
IV	0,1 – 0,2	IV	0,4 – 0,6	19,1	22,3		17,3	7,3	6,3	11,4			33,3	13,3
IV	0,1 – 0,2	V	0,2 – 0,4	7,9	9,5		34,6	51,2	6,5	33,5		26,1	26,7	
IV	0,1 – 0,2	V a	0 – 0,2					2,3	3,0	1,8				
V	Менше 0,1	V	0,2 – 0,4	1,5	12,1		3,1	2,5	3,8	1,5				6,2
V	Менше 0,1	V a	0 – 0,2					5,1					6,3	
Індекс різноманітності розмірної структури, IDSS (%)				35,7	16,7	7,1	21,4	19,0	38,1	28,6	14,3	11,9	14,3	16,7

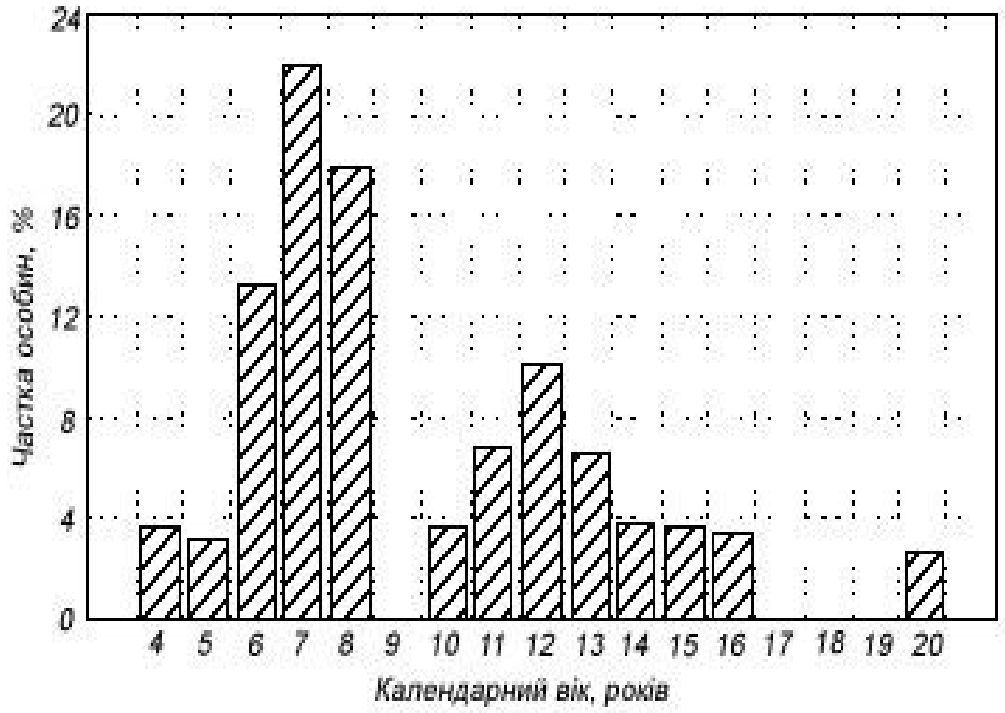

Рис. 1. Вікова структура дрібного підросту *Acer platanoides* в умовах угруповання *Querceto – Pinetum corylosum nudum*. Дискретний віковий спектр.

Fig. 1. Age structure of small undergrowth of *Acer platanoides* in forest phytocenosis *Querceto – Pinetum corylosum nudum*. Discrete age spectrum.

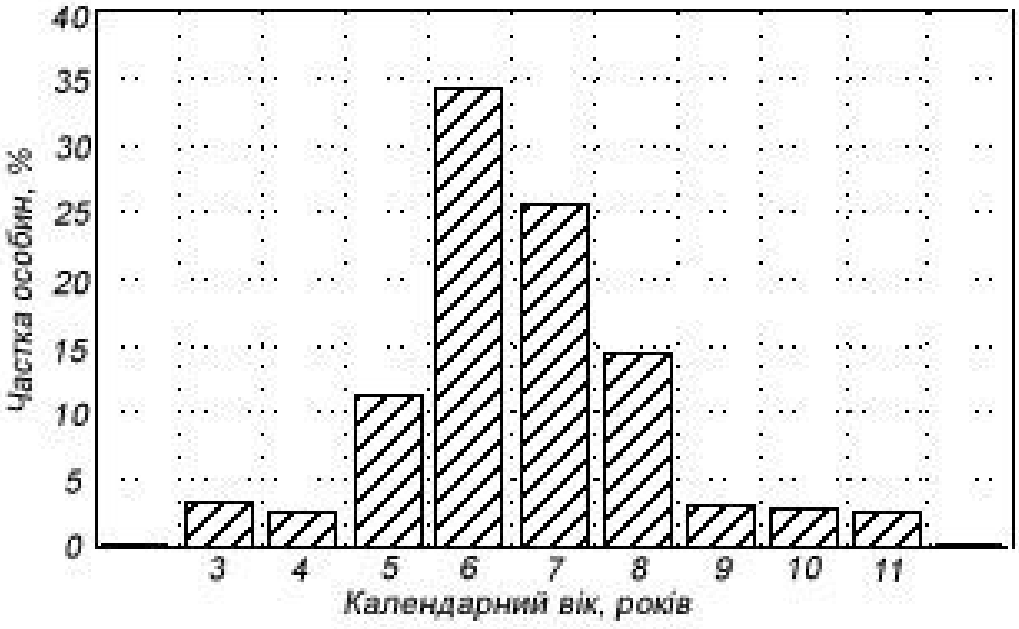

Рис. 2. Вікова структура дрібного підросту *Acer platanoides* в умовах угруповання *Betuletum stellariosum*. Континуальний віковий спектр.

Fig. 2. Age structure of small undergrowth of *Acer platanoides* in forest phytocenosis *Betuletum stellariosum*. Continuum age spectrum.

Дрібний підріст *A. platanoides* з асоціацій *Querceto – Pinetum corylosum nudum* та *Acereto – Quercetum coryloso – aegopodiosum* має значення індексу різноманітності розмірної структури на рівні 21,4–28,6%, що відповідає 9–12 варіантам сполучення розмірних класів висоти та діаметра. В асоціації *Querceto – Pinetum corylosum nudum* представлений підріст I–V класів висоти та II–V класів діаметра. Найбільшу частку (34,6%) складають рослини з наступними параметрами: IV клас висоти (10–20 см) – V клас діаметру (0,2–0,4 см). Найменшою (2,8%) є частка рослин з таким сполученням розмірних класів висоти та діаметру: I (40–50 см) – III (0,6–0,8 см). В асоціації *Acereto – Quercetum coryloso – aegopodiosum* наявні рослини I – V класів висоти та II – Va класів діаметру. Переважаючою (33,5%) є частка рослин з параметрами: IV клас висоти (10–20 см) – V клас діаметру (0,2–0,4 см). Найменшою (1,5%) – частка особин V класу висоти та V класу діаметру. В асоціаціях *Quercetum aegopodiosum, Pinetum coryloso – vacciniosum*, *Acereto – Quercetum stellariosum*, *Betuletum stellariosum*, *Betuletum caricosum* дрібний підріст *A. platanoides* має значення індексу різноманітності розмірної структури 14,3–19,0%, що відповідає 6–8 варіантам сполучення розмірних класів висоти та діаметру.

З числа зазначених асоціацій найбільш різноманітною розмірною структурою (IDSS = 19,0%) вирізняється дрібний підріст з угруповань *Quercetum aegopodiosum*. Тут зростають рослини III–V класів висоти та III–Va класів діаметру. Найбільшою (51,2%) є представленість особин, що характеризуються наступними розмірними показниками: IV клас висоти (10–20 см) – IV клас діаметру (0,4–0,6 см). Найменшу ж частку (2,3–2,5%) складають рослини висотою до 10 см та діаметром до 0,2 см.

В асоціації *Pinetum coryloso – vacciniosum* представлений підріст Ia, III–V класів висоти та Ia, I–V класів діаметру. Найбільшу частку (по 22,3–23,0%) складають рослини з наступними сполученнями розмірних класів висоти та діаметру: IV–IV, III–III. Це в абсолютному вираженні відповідає висоті 10–30 см і діаметру 0,4–0,8 см. Найменшою (9,5%) є частка рослин з такими характеристиками: IV клас висоти (10–20 см) – V клас діаметру (0,2–0,4 см).

В асоціації *Acereto – Quercetum stellariosum* зростають особини I–IV класів висоти та II–IV класів діаметру. Найбільшу частку (по 23,1–29,9%) складають рослини з такими сполученнями розмірних класів висоти та діаметру: IV–III, IV–II, III–III. Це в абсолютному вираженні відповідає висоті 10–30 см і діаметру 0,6–1,0 см. Найменшою (7,5–8,2%) є частка рослин з такими характеристиками: I клас висоти (40–50 см) – III клас діаметру (0,6–0,8 см), II (30–40 см) – IV (0,4–0,6 см), III (20–30 см) – II (0,8–1,0 см).

В асоціації *Betuletum stellariosum* наявні рослини II–V класів висоти та III–V класів діаметру. Переважаючою (по 25,9–27,4%) є частка рослин з наступними параметрами: III клас висоти – IV клас діаметру та II клас висоти – IV клас діаметру. В абсолютному вираженні це відповідає висоті 20–40 см і діаметру 0,4–0,6 см. Найменшою (по 6,2–6,8%) є частка особин таких розмірних класів висоти та діаметру: V (до 10,0 см) – V (0,2–0,4 см), IV (10–20 см) – III (0,6–0,8 см), II (30–40 см) – III.

В асоціації *Betuletum caricosum* представлений дрібний підріст *A. platanoides* II–V класів висоти та III–V класів діаметру. В даному угрупованні переважають рослини IV класу висоти (10,0–20,0 см) та V класу діаметру (0,2–0,4 см). Найменшою (по 6,3–6,5%) є частка рослин з такими характеристиками: V клас висоти (до 10,0 см) – Va клас діаметру (до 0,2 см), II клас висоти (30–40 см) – III клас діаметру (0,6–0,8 см).

В асоціаціях *Pinetum vacciniosum* та *Tilieto – Quercetum stellariosum* розмірна структура дрібного підросту *A. platanoides* є найменш різноманітною. Значення індексу різноманітності розмірної структури тут дорівнюють 7,1–11,9%, що відповідає 3–5 варіантам сполучення розмірних класів висоти та діаметру. В групі асоціацій *Tilieto – Quercetum stellariosum* наявні рослини II–IV класів висоти та III–V класів діаметру.

Найбільшою (30,5%) є частка рослин III класу висоти (20–30 см) та IV класу діаметру (0,4–0,6 см), а найменшою (4,3%) – частка особин III класу висоти та III класу (0,6–0,8 см) діаметру.

В асоціації *Pinetum vacciniosum* виявлено лише три варіанти сполучення розмірних класів висоти та діаметру. За висотою дрібний підріст *A. platanoides* відповідає Ia, II та III класам, за діаметром – II–III класам. Серед підросту домінуючою (50,4%) є частка рослин з наступним сполученням розмірних класів: III клас висоти (20–30 см) та III клас (0,6–0,8 см) діаметру.

В цілому, результати аналізу розмірної структури свідчать, що у дрібного підросту *A. platanoides,* по-перше, в угрупованнях переважно поширені рослини II–IV розмірних класів висоти та діаметру; по-друге, показники різноманітності розмірної структури є відносно не високими (7,1–38,1%); по-третє, розмірна структура підросту в кожній з груп асоціацій є індивідуальною.

За результатами застосування віталітетного аналізу встановлено, що дрібний підріст *A. platanoides,* який зростає в угрупованнях *Quercetum aegopodiosum, Betuletum caricosum, Pinetum coryloso – vacciniosum, Tilieto – Quercetum stellariosum, Pinetum pleuroziosum,* вирізняється низьким рівнем віталітету. В угрупованнях *Quercetum aegopodiosum, Betuletum caricosum* серед дрібного підросту частка особин найнижчого (класу «c») віталітету складає 88–92%, в угрупованнях *Pinetum coryloso – vacciniosum* та *Tilieto – Quercetum stellariosum* відсоток таких рослин становить 74–76%, а в *Pinetum pleuroziosum* – 70%. В угрупованнях *Betuletum stellariosum, Querceto – Pinetum corylosum nudum, Acereto – Quercetum stellariosum, Acereto – Quercetum coryloso – aegopodiosum* в складі когорт значною є представленість особин проміжного (класу «b») віталітету. В угрупованнях *Pinetum vacciniosum* та *Quercetum convallariosum* серед дрібного підросту *A. platanoides* переважають рослини найвищого (класу «a») віталітету, частка яких сягає 51–68%.

В цілому, аналіз внутрішньопопуляційної структури підросту *A. platanoides* свідчить про стійкість даного виду в лісах регіону. Це необхідно враховувати при плануванні лісогосподарських та природоохоронних заходів [HUSBAND et al., 1996; MEFFE et al., 2002].

Висновки

Характерною ознакою популяцій дерев є формування чітко виражених внутрішньопопуляційних структурних груп (когорт), що є одним із наслідків загально-біологічних особливостей, притаманних рослинам цієї життєвої форми та прояву стратифікації (розподілу та поступового «просування» за ярусами лісового фітоценозу) особин їх молодого покоління. Когортам, в свою чергу, притаманна різноманітність (за віком, розміром, віталітетом тощо) рослин, представлених в їхньому складі. Це є об'єктивною підставою щодо застосування ряду методів, апробованих при дослідженні популяцій загалом, для вивчення стану внутрішньопопуляційних структурних груп.

Ефективність зазначеного підходу доведена на прикладі вивчення популяцій *A. platanoides* та його дрібного підросту. Встановлені суттєві відмінності у складі та структурі когорт *A. platanoides*, що зростають в різних еколого-ценотичних умовах. За результатами застосування комплексу популяційних методів до дрібного підросту з'ясовано, що в умовах Новгород-Сіверського Полісся найбільш сприятливими щодо появи та росту дрібного підросту *A. platanoides* є умови угруповань *Quercetum convallariosum* та *Acereto – Quercetum coryloso – aegopodiosum*. В них обох в майбутньому може відбутись збільшення частки *A. platanoides* в складі ярусу деревостану. В інших угрупованнях ускладненість формування та існування підросту *A. platanoides* під наметом лісу, зокрема, проявляється через наявність наступних ознак

(однієї або декількох): незначна щільність когорт, високий рівень дискретності вікових спектрів, відсутність в їх складі рослин наймолодших (3–5 років) вікових груп та, навпаки, представленість старших (особин віком 18 років і більше), низький рівень розмірної різноманітності та належність когорт до категорії депресивних.

References

BEGON M. (2006). Ecology: from individuals to ecosystems / M.Begon, C.R.Townsend, Harper J.L. N.Y.: Blackwell, Publ. 714 p.

DIAGNOZYI i klyuchi vozrastnyh sostoyaniy lesnyh rasteniy. Derevya i kustarniki (1989). A.A. Chistyakova, L.B. Zaugolnova, I.V. Poltinkina i dr. M. Prometey. 102 p. [Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники (1989). А.А. Чистякова, Л.Б. Заугольнова, И.В. Полтинкина и др. М. Прометей. 102 с.]

EVSTIGNEEV O.I. (1992). *Byul. Mosk. o-va ispyitateley prirody. Otd. Biol.*, **97** (2): 81-89. [Евстигнеев О.И. (1992). Популяционная организация грабовых лесов Каневского заповідника. О.И. Евстигнеев, В.Н. Коротков, Л.В. Бакалина. *Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол.,* **97** (2): 81-89]

GRAIG-SMIT P. (1967). Kolichestvennaya ekologiya rasteniy. M.: Mir. 359 p. [Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. М.: Мир. 359 с.]

HUSBAND B.C., BARRETT C.H. (1996). A metapopulation perspective in plant population ecology. *J.Ecol.*, **84** (3): 461-469.

MARTIN P.H., MARKS P.L. (2006). Intact forests provide only weak resistance to a shade-tolerant invasive Norway maple (*Acer platanoides* L.). *J. Ecol.*, **94** (6): 1070-1079.

MCCARTHY M.A., POSSINGHAM H.P, DAY J.R., TYRE A.J. (2001). Testing the accuracy of population viability analysis. *Conserv. Biol.,* **15** (4): 1030-1038.

MEFFE G., NIELSEN R., KNIGHT D.A. (2002). Scheneborn Ecosystem management. Adaptive, community-based conservation. Washington: Island Press. 333 p.

MEINERS S.J. (2005). Seed and seedling ecology of *Acer saccharum* and *Acer platanoides*: a contrast between native and exotic congeners. *Northeastern Naturalist*, **12** (1): 23-32.

ONTOGENY of a tree (1999). O.V. Smirnova, A.A. Chistyakova , L.B. Zaugolnova et al. *Ботан. журн.*, **84** (12): 8-19.

RABOTNOV T.A. (1950). *Problemy botaniki*, M.-L.: Nauka: 465-483. [Работнов Т.А. (1950). Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. *Проблемы ботаники*, М.-Л.: Наука: 465-483]

SKLIAR V.H. (2012). *Visnyk Dnipropetrovskoho un-tu. Biolohiya. Ekolohiya*, **20** (2): 89-94. [Скляр В.Г. (2012). Просторовий розподіл дрібного підросту основних лісотвірних порід у фітоценозах Новгород-Сіверського Полісся. *Вісник Дніпропетровського ун-ту. Біологія. Екологія*, **20** (2): 89-94]

SMIRNOVA O.V. (2001). *Ekologiya,* **3**: 177-181. [Смирнова О.В. (2001). Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного и почвенного покрова. *Экология*, **3**: 177-181]

STAVROVA N.I. (2007). Struktura populyatsiy drevesnyih rasteniy na raznyih stadiyah vosstanovitelnyh suktsessiy v lesah Evropeyskogo severa Rossii. Aktualnyie problemy geobotaniki. III Vseros. shkola-konf. Lektsii. Petrozavodsk: 397-407. [Ставрова Н.И. (2007). Структура популяций древесных растений на разных стадиях восстановительных сукцессий в лесах Европейского севера России. Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. Лекции. Петрозаводск: 397-407]

TSENOPOPULYATSII rasteniy (ocherki populyatsionnoy biologii) (1988). M.: Nauka: 183 p. [Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) (1988). М.: Наука: 183 с.]

VASILEVICH V.I. (1969). Statisticheskie metody v geobotanike. L.: Nauka. 232 p. [Василевич В.И. (1969). Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука. 232 с.]

VOSTOCHNOEVROPEYSKIE shirokolistvennye lesa (1994). R.V. Popadyuk, A.A. Chistyakova, S.I. Chumachenko S.I i dr. M.: Nauka. 363 p. [Восточноевропейские широколиственные леса (1994). Р.В. Попадюк, А.А. Чистякова, С.И. Чумаченко С.И и др. М.: Наука. 363 с.]

WANGEN S.R., WEBSTER C.R., GRIGGS A. (2006). Spatial characteristic of the invasion of Acer platanoides on a temperate forest island. *Biol. Invasion*, **8**: 1001-1012.

WYCKOFF P.H., WEBB S.L. (1996). Understory influence of the invasive Norway maple (*Acer platanoides*). *Bull. Terrey Bot. Club*, **23** (3): 197-205.

ZHUKOVA L.A. (1995). Populyatsionnaya zhizn lugovyh rasteniy / L.A. Zhukova. Yoshkar-Ola: Lanar. 224 p. [Жукова Л.А. (1995). Популяционная жизнь луговых растений / Л.А. Жукова. Йошкар-Ола: Ланар. 224 с.]

ZHYLYAEV G.G. (2005). Zhiznesposobnost populyatsiy rasteniy / G.G. Zhylyaev. Lvov. 304 p. [Жиляев Г.Г. (2005). Жизнеспособность популяций растений / Г.Г. Жиляев. Львов. 304 с.]

ZLOBIN YU.A. (1989). Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskih populyatsiy rasteniy / Yu.A. Zlobin. – Kazan: Izd-vo Kazanskogo un-ta. 146 p. [ЗЛОБИН Ю.А. (1989). Принципы и методы изучения ценотических популяций растений / Ю.А. Злобин. – Казань: Изд-во Казанского ун-та.146 с.]

ZLOBIN YU.A. (2009). Populyatsionnaya ekologiya rasteniy: sovremennoe sostoyanie, tochki rosta / Yu.A. Zlobin. Sumy: Universitetskaya kniga. 263 p. [ZLOBIN YU.A. (2009). Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста / Ю.А. Злобин. Сумы: Университетская книга. 263 с.]

ZLOBIN YU.A. (2012). *Sb. «Populyatsiionnaya ekologiya rasteniy».* Sumy: SNAU: 13-42. [ЗЛОБИН Ю.А. (2012). Структура знаний в популяционной ботанике / Ю.А. Злобин // *Сб. «Популяциионная экология растений».* Сумы: СНАУ: 13-42]

Рекомендує до друку
М.Ф. Бойко

Отримано 24.05.2013 р.

Адреса авторів:
В.Г. Скляр, Ю.А. Злобін
Сумський національний аграрний університет
Кафедра ботаніки
вул. Кірова, 160
Суми, 40021
Україна
e-mail: skvig@mail.ru

Authors' address:
V.G. Skliar, Ya.A. Zlobin
Sumy National Agrarian University
Botany Department
160 Kirova Str.
Sumy, 40021
Ukraine
e-mail: skvig@mail.ru