

УДК: 574.3. 3.504

Ценопопуляції клоноутворюючих чагарничкових рослин лісових угруповань Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» I.M.Коваленко

Сумський національний аграрний університет (Суми, Україна)
kovalenko_977@ukr.net

Проведено дослідження онтогенетичної структури трьох видів чагарникового ярусу в лісових екосистемах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»: *Calluna vulgaris* (L.) Hull. – в 3-х асоціаціях, *Vaccinium myrtillus* L. – в 5-ти асоціаціях, *Vaccinium vitis-idaea* L. – в 4-х асоціаціях. На основі вибірки з 12321 парціальних кущів зроблені висновки про стан ценопопуляцій. Серед вивчених нами ценопопуляцій у лісових екосистемах переважають мономодальні з одним піком чисельності. Ценопопуляції *C. vulgaris* були однаково неповночленними, але відрізнялися за характером вікових спектрів. Наймолодшою (індекс віковості ценопопуляції дорівнював лише 0,09) була ценопопуляція *C. vulgaris* в асоціації Pinetum callunoso-hylocomiosum. Всі п'ять ценопопуляцій *V. myrtillus* при різній їх віковості мали подібні індекси генеративності, які знаходяться на рівні 41–54 %. Всі досліджувані ценопопуляції брусниці є неповночленними, мономодальними, але піки вікових спектрів знаходились в різній зоні через неоднаковий вік ценопопуляцій *V. vitis-idaea*. Переважна більшість ценопопуляцій клоноутворюючих рослин трав'яно-чагарникового ярусу виявилися центрованими з піком чисельності, який припадає на генеративні особини.

Ключові слова: ценопопуляції рослин, онтогенетична структура, лісові екосистеми, еколого-фітоценотичні умови, генеративність та віковість ценопопуляцій.

Ценопопуляції клонообразующих кустарничковых растений лесных экосистем Национального природного парка «Деснянско-Старогутский» И.М.Коваленко

Проведены исследования онтогенетической структуры трех видов растений кустарничкового яруса в лесных экосистемах Национального природного парка «Деснянско-Старогутский»: *Calluna vulgaris* (L.) Hull. – в 3-х ассоциациях, *Vaccinium myrtillus* L. – в 5-ти ассоциациях, *Vaccinium vitis-idaea* L. – в 4-х ассоциациях. На основании выборки из 12321 парциальных кустов сделаны выводы о состоянии ценопопуляций. Среди изученных нами ценопопуляций в лесных экосистемах преобладают мономодальные с одним пиком численности особей. Ценопопуляции *C. vulgaris* были одинаково неполночленными, но отличались по характеру возрастных спектров. Молодой (индекс возрастности ценопопуляции равнялся лишь 0,09) была ценопопуляция *C. vulgaris* в ассоциации Pinetum callunoso-hylocomiosum. Все пять ценопопуляций *V. myrtillus* при разной их возрастности имели подобные индексы генеративности, которые находились на уровне 41–54 %. Все исследуемые ценопопуляции брусники являются неполночленными, мономодальными, но пики возрастных спектров находились в разной зоне из-за неодинакового возраста ценопопуляций *V. vitis-idaea*. Преимущественное большинство ценопопуляций клонообразующих растений травянисто-кустарничкового яруса оказались центрированными с пиком численности, приходящимся на генеративные особи.

Ключевые слова: популяции растений, онтогенетическая структура, лесные экосистемы, эколого-фитоценотические условия, генеративность и возрастность ценопопуляций.

Coenopopulations of clone forming subshrub plants in forest ecosystems of Desnyansko-Starogutsky National Nature Park I.M.Kovalenko

Ontogenetic pattern of three species of subshrub layer in forest ecosystems of Desnyansko-Starogutsky National Nature Park has been studied: *Calluna vulgaris* (L.) Hull. – in 3 associations, *Vaccinium myrtillus* L. – in 5 associations, *Vaccinium vitis-idaea* L. – in 4 associations. The conclusions on status of cenopopulations have been made based on a sample of 12.321 partial bushes. Monomodal cenopopulations with one population peak prevail among the investigated cenopopulations in forest ecosystems. Cenopopulations of *C. vulgaris* were equally not full-membered, but differed in the nature of age spectra. Coenopopulation of *C. vulgaris* was the youngest one (the aging index of cenopopulation is 0.09 only) in the association of Pinetum callunoso-hylocomiosum. All five populations of *V. myrtillus* with the different aging indices had the similar indices of

generativity at the level of 41–54 %. All of the investigated cenopopulations of cowberries were not full-membered, monomodal, but peaks of the age spectra were in different areas because of different age of populations of *V. vitis-idaea*. The vast majority of coenopopulations of clone forming plants of grass and subshrub layer have turned out to be the centered ones with the population peak, which accounts for generative species.

Key words: plant cenopopulations, ontogenetic pattern, forest ecosystems, ecological and phytocoenotic conditions, generativity and aging of cenopopulations.

Вступ

Північний схід України – це один з заліснених регіонів України, де лісові екосистеми виступають у двох важливих значеннях: центри біорізноманіття та джерела деревини і ряду недеревних ресурсів. Вивчення стану рослинних ресурсів є одним із пріоритетних напрямків ботанічних досліджень. В літературі досить часто зустрічаються результати проведення досліджень онтогенетичної структури ценопопуляцій рослин (Асташенков, 2010; Климишин, Слободян, 1983; Тимошок, Паршина, 1992). Разом з тим автори обмежуються, зазвичай, констатацією того факту, яка саме онтогенетична структура мала місце, і не розглядають особливості її трансформації. Метою нашої роботи було показати, що онтогенетична структура ценопопуляцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу є мобільною, реагує на зміни середовища проживання під наметом ярусу дерев і може використовуватися як індикатор стану самих ценопопуляцій, а також лісових екосистем в цілому.

Методика

Дослідження проводили в угрупованнях широколистяних лісів на півночі Сумської області на території Національного природного парку (НПП) «Деснянсько-Старогутський». Об'єктами дослідження виступали ізольовані локальні ценопопуляції трьох видів – представників чагарничкового ярусу: *Calluna vulgaris* (L.) Hull., *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., які є характерними для широко поширених типів лісу в регіоні. Онтогенетичні особливості цих видів вивчалися протягом вегетаційних періодів 2004–2015 років. В роботі застосовувалися загальноприйняті методики проведення популяційних досліджень (Злобин, 2009). Вікові спектри складено на підставі аналізу вибірки з 393 парціальних кущів *Calluna vulgaris* з трьох асоціацій; 7173 парціальних кущів *Vaccinium myrtillus* з п'яти асоціацій; 4755 парціальних кущів *Vaccinium vitis-idaea* з чотирьох асоціацій. Для характеристики онтогенетичного стану ценопопуляцій досліджуваних видів використовували онтогенетичні індекси – старіння ($I_{\text{стар.}}$), генеративності ($I_{\text{генер.}}$), віковості ($I_{\text{віков.}}$), відновлення ($I_{\text{віднов.}}$) (Коваленко, 2005). Аналіз змін онтогенетичної структури досліджених ценопопуляцій проводили із урахуванням даних стосовно особливостей еколого-фітоценотичних умов місцезростань.

Фітоценотичну характеристику рослинних угруповань, де були виявлені ценопопуляції (табл. 1), складено на основі більше ніж 50 особистих геоботанічних описів та літературних даних (Панченко, 2013; Соломаха, 2008). Для виявлення екологічних особливостей угруповань (табл. 2) були використані екологічні шкали Я.П.Дідуха (Didukh, 2011). На підставі фітоіндикації визначали наступні режими едафотопу – водний (Hd); кислотний (Rc); азотний (Nt); аерації (Ae), а також такі режими кліматопу, як терморезим (Tm) та освітленість (Lc).

Результати та обговорення

Досліджені рослинні угруповання належать до кількох асоціацій і входять до складу штучних насаджень, що утворилися в результаті відновлення після активного господарського використання. В табл. 1 представлені їх певні фітоценотичні особливості.

Екологічні умови місцезростань, де проводилися дослідження ценопопуляцій, наведені в табл. 2. Всі вони відповідають умовам свіжого лісо-лучного зволоження, приурочені до кислих ґрунтів (pH=4,5–5,5), достатньою мірою аерованих. В найбільш багатих на мінеральний азот місцезростаннях сформувалися угруповання, що належать до асоціацій *Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum*, *Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum*, *Pinetum myrtilloso-hylocomiosum*, *Querceto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum*; в найбільш бідніших – угруповання асоціацій *Betuleto-Pinetum molinioso-myrtillosum*, *Pinetum vaccinoso-myrtillosum*, *Betuleto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum*. Інтенсивність освітлення варіювало від 5,1–5,5 балів (асоціації *Pinetum callunoso-hylocomiosum*, *Pinetum myrtilloso-hylocomiosum*, *Querceto-Pinetum myrtillosum*) до 6,0–6,4 (асоціації *Pinetum molinioso-myrtillosum*, *Betuleto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum*, *Pinetum vaccinoso-hylocomiosum*).

Таблиця 1.

Фітоценотичні особливості рослинних угруповань

Назва асоціації	Склад деревостану	Зімкненість деревостану	Середня висота деревостану, м	Середнє проективне покриття домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу, %
<i>Calluna vulgaris</i>				
Betuleto-Pinetum callunoso-myrttillosum	8С2Б	0,5	20	30
Pinetum callunoso-hylocomiosum	10С+Б	0,5	21	25
Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum	9С1Д	0,4	18	35
<i>Vaccinium myrtillus</i>				
Pinetum myrttilloso-hylocomiosum	10С+Д	0,6	25	40
Pinetum molinioso-myrttillosum	10С	0,4	23	60
Querceto-Pinetum myrttillosum	7С3Д	0,7	18	50
Betuletum molinio-myrttillosum	8Б2С	0,5	20	55
Betuleto-Pinetum franguloso-myrttillosum	7С3Б+Д	0,8	21	45
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>				
Pinetum vaccinoso-myrttillosum	10С+Б	0,4	22	40
Betuleto-Pinetum vaccinoso-myrttillosum	6С4Б	0,6	24	45
Querceto-Pinetum vaccinoso-myrttillosum	8С2Д+Б	0,7	25	50
Pinetum vaccinoso-hylocomiosum	9С1Д	0,6	21	40

При співставленні екологічних амплітуд досліджуваних видів (рис. 1) з екологічними умовами фітоценозів виявляється, що оптимальними для всіх видів є водний режим і терморезим. Для *Vaccinium myrtillus* критичними показниками є кислотність ґрунту (більше потреби) і недостатня аерованість. Для *Calluna vulgaris* – занадто кислі ґрунти і занизька освітленість фітоценозу. Ценопопуляції *Vaccinium vitis-idaea* майже за всіма параметрами знаходяться в оптимальних умовах, за виключенням занадто високої освітленості.

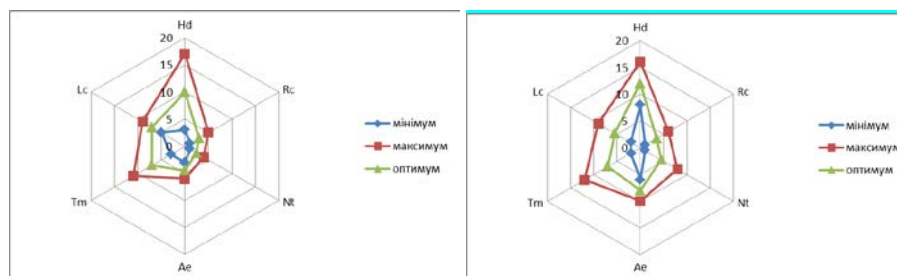
Тривалість повного онтогенезу *Calluna vulgaris* (L.) Hull., як і всіх представників Ericaceae, важко піддається визначенню, оскільки протягом життєвого циклу за рахунок вегетативного розмноження відбувається постійне омолодження парціальних кущів. У онтогенезі вересу виділяють чотири основні фази – латентний період, передгенеративний, генеративний, післягенеративний (Gimingham, Gilliam, 1972). Детальніша періодизація життєвого циклу вересу вперше була виконана Ю.А.Злобіним і М.А.Храмченком (Злобин, Храмченко, 1963), які в його онтогенезі виділили 10 етапів. Як показали наші дослідження, на обстеженій території ценопопуляції *C. vulgaris* були неповночленними (ані проростки, ані субсенільні парціальні кущі не були жодного разу зареєстровані), але відрізнялися за характером вікових спектрів (табл. 4). Парціальні кущі *C. vulgaris*, старші 15 років, вже практично не дають паростків і не підтримують відновлювальний процес у ценопопуляції (Kayll, Gimingham, 1965), тому генеративне розмноження і приживання проростків для ценопопуляцій вересу дуже важливі. Цікаво, що хоча в усіх трьох ценопопуляціях індекс генеративності був високим – на рівні 50–70 %, захоплення території відбувалося лише за рахунок вегетативного розростання.

Таблиця 2.

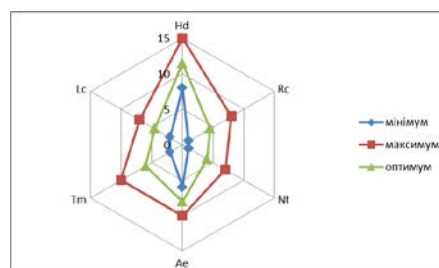
Екологічні особливості рослинних угруповань

Назва асоціації	Фітоіндикаційні показники екологічних режимів*					
	Hd	Rc	Nt	Ae	Tm	Lc
<i>Calluna vulgaris</i>						
Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum	11,7	6,2	5,0	6,4	7,9	5,8
Pinetum callunoso-hylocomiosum	11,6	5,7	4,8	6,2	7,5	5,5
Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum	11,8	6,3	5,2	6,2	8,0	5,6
<i>Vaccinium myrtillus</i>						
Pinetum myrtilloso-hylocomiosum	12,3	5,7	5,2	7,0	7,6	5,1
Pinetum molinoso-myrtillosum	12,6	5,7	4,2	6,7	7,5	6,4
Querceto-Pinetum myrtillosum	12,0	5,6	4,8	6,8	7,3	5,3
Betuletum molinio-myrtillosum	12,3	5,6	4,1	6,8	7,8	6,4
Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum	12,7	5,3	5,0	6,7	7,6	6,1
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>						
Pinetum vaccinoso-myrtillosum	12,0	4,8	4,2	7,5	6,7	5,7
Betuleto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum	12,0	5,1	4,0	7,1	7,1	6,0
Querceto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum	12,0	5,3	5,9	7,3	7,3	5,9
Pinetum vaccinoso-hylocomiosum	12,3	5,0	4,3	7,3	7,0	6,3

Примітка: * – Умовні позначення екологічних режимів наведені в розділі «Методика».



Calluna vulgaris *Vaccinium myrtillus*



Vaccinium vitis-idaea

Рис. 1. Екологічні амплітуди досліджуваних видів

Порівняльний аналіз показує, що онтогенетична структура ценопопуляцій вересу залежить від особливостей середовища існування. Ценопопуляція II знаходиться в стані становлення в сукцесійно молодому лісовому фітоценозі на місці колишніх посадок сосни. Для цієї ценопопуляції властиве швидке розростання, що проявляється в найнижчому індексі віковості (0,09). Лімітуючим фактором для даної ценопопуляції виступає занижка освітленість і досить висока кислотність ґрунту. На відміну від цього, ценопопуляції I і III знаходяться в лісових екосистемах, вік деревостану яких 60–70 років. Ці

ценопопуляції мають високі індекси віковості (1,61–1,72) і пов'язані з кінцевими ланками сукцесійного ряду лісових угруповань. Вони подібні за онтогенетичною структурою та не мають істотних відмінностей в характері середовища існування. Критичними екологічними факторами для них є вміст у ґрунті азоту (вище оптимального рівня) і його кислотність (менш оптимальної). Можна вважати, що через загальний характер лісових фітоценозів регіону верес у них не стане масовим видом в 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 4.
Характеристика ценопопуляцій *Calluna vulgaris* в лісових асоціаціях НПП «Деснянсько-Старогутський»

Ценопопуляції	Кількість парціальних кущів, %									I відно.	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

Примітки. Для кожної ценопопуляції дослідженого виду наводиться порядковий номер, а в дужках назва рослинного угруповання, до складу якого вона входить. Вікові групи: p – проростки, j – ювенільні, im – іматурні, v – віргінільні, g – генеративні, ss – субсенільні, s – сенільні.

Періодизація онтогенезу *Vaccinium myrtillus* L. вперше виконана Ю.А.Злобіним (1961), але вона була проведена тільки для парціальних кущів вегетативного походження. Як показало наше дослідження, на обстеженій території проростки *V. myrtillus* не були зареєстровані (табл. 5).

Таблиця 5.
Характеристика ценопопуляцій *Vaccinium myrtillus* в лісових асоціаціях НПП «Деснянсько-Старогутський»

Ценопопуляції	Кількість парціальних кущів, %									I відно.	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 molinioso-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

Це характерна для чорниці риса, властива їй і в інших частинах ареалу. Вона пов'язана з поїданням ягід чорниці тваринами лісових екосистем і відсутністю у *V. myrtillus* ґрунтового банку насіння (Welch et al., 2000). Плодоносять парціальні кущі 4–7-го літнього віку, але Е.А.Мазною (Мазная, Лянгузова, 1999) було встановлено, наприклад, що життєздатні насінини чорниці не проростають у темряві, до того ж вимагають тривалої холодної стратифікації. Значно знижується плодоносіння *V. myrtillus* й при сполученні теплої зими з холодною весною (Selas, 2000).

Всі п'ять досліджених ценопопуляцій *V. myrtillus* при різній їх віковості мали подібні індекси генеративності, які знаходяться на рівні 41–54 %. Переважали генеративні парціальні кущі. В той же час в тайговій зоні в ценопопуляціях чорниці, як правило, переважають ювенільні та віргінільні

особини. Найвищий індекс відновлювання був зареєстрований нами для ценопопуляції *V. myrtillus* в асоціації *Pinetum molinoso-myrtillosum*, що відповідає твердженню Б.Мошинської (Moszińska, 1985) про те, що екологічний оптимум чорниці лежить в лісах із молінією. За даними фітоіндикації це достатньо аеровані свіжі ліси з кислими ґрунтами.

Аналіз онтогенетичних спектрів *V. myrtillus* показав, що ценопопуляції II, IV, V подібні між собою, а саме мають низький індекс віковості (0,51–0,57). Це, безумовно, як і у випадку з вересом, пов'язано з сукцесійним віком лісових екосистем, в яких деревостан має вік не більше 30–35 років. На їх сукцесійну молодість вказує і наявність берези. Онтогенетичні спектри досліджених ценопопуляцій подібні. Разом з тим, ценопопуляція II знаходиться на найпочатковій фазі становлення: у неї не тільки найнижчий індекс віковості, але і найнижчий індекс генеративності (47,4). На відміну від розглянутих вище, ценопопуляції I і III мають найвищий індекс віковості (1,25–1,45) і пов'язані зі старими лісовими екосистемами з віком деревостану понад 60 років. Ґрунти таких місцезростань мають найбільш високий вміст азоту (4,8–5,2). Критичним екологічним фактором для розвитку ценопопуляції чорниці є кислотність ґрунту (вона відхиляється від оптимуму на 16,9–16,2 %).

При антропогенних впливах на ліс у ценопопуляціях *V. myrtillus* знижується число генеративних парціальних кущів у два рази, і кущі стають дрібнішими (Астрологова, 1989). У Карпатах ценопопуляції чорниці в основному нормального типу, одновершинні з піком на віргінільних особинах. При антропогенних навантаженнях у ценопопуляціях пік з віргінільних особин зміщувався на сенільні. У цих умовах зростала роль вегетативного розмноження. У альпійському поясі Карпат ценопопуляції молоді, неповночленні, генеративне розмноження майже відсутнє (Слободян, 1984). У південно-тайгових лісах до 50% парціальних кущів у ценопопуляціях чорниці знаходяться в передгенеративному стані. Зазнає змін онтогенетичний склад ценопопуляції чорниці й під впливом випасання (Царик, 1984). Онтогенетичний склад ценопопуляцій *V. myrtillus* взагалі дуже пластичний. Це призводить до того, що навіть на північній межі ареалу ценопопуляції досить стійкі, хоча в них переважають вегетативні й сенільні рослини (Деева, 1990).

Періодизація онтогенезу *Vaccinium vitis-idaea* L. вперше була запропонована І.Г.Серебряковим і М.Б.Чернишовою (Серебряков, Чернышова, 1955). Дослідженням онтогенезу цього виду також займався Е.Е.Тимошок (Тимошок, Паршина, 1992). В основних типах лісу південної тайги за даними Н.Ю.Чиркової і Т.Л.Егошиної (Чиркова, Егошина, 2007) у брусниці базовий онтогенетичний спектр неповночленний, двовершинний, в якому максимуми припадають на віргінільні й субсенільні особини. Під час наших досліджень на території НПП «Деснянсько-Старогутський» в ценопопуляціях брусниці проростки та ювенільні рослини виявлені не були, також були відсутні сенільні парціальні кущі. Всі чотири ценопопуляції брусниці є неповночленними, мономодальними, але піки вікових спектрів знаходились в різній зоні через неоднаковий вік ценопопуляцій *V. vitis-idaea*. Індекс генеративності був найнижчим у наймолодшій ценопопуляції і підвищувався із збільшенням віковості. Зазвичай оптимум плодоношення брусниці пов'язаний із сосняками-брусничниками (Козюк, 1999).

Таблиця 6.

Характеристика ценопопуляцій *Vaccinium vitis-idaea* в лісових асоціаціях НПП «Деснянсько-Старогутський»

Ценопопуляції	Кількість парціальних кущів, %									I віднов.	I стар.	I генер.	I віков.
	p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s				
I (<i>Pinetum vaccinoso-myrtillosum</i>)	-	-	14,0	20,1	22,2	14,8	19,9	8,2	-	34,9	28,1	56,9	0,81
II (<i>Betuleto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum</i>)	-	-	9,3	20,1	30,4	30,3	7,8	1,9	-	29,4	9,9	68,7	0,34
III (<i>Querceto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum</i>)	-	-	23,0	26,9	20,9	19,2	9,9	0,1	-	49,9	10,0	49,9	0,20
IV (<i>Pinetum vaccinoso-hylocomiosum</i>)	-	-	5,8	10,5	18,2	26,2	20,2	19,2	-	16,3	39,3	64,5	2,41

Ценопопуляції *V. vitis-idaea* I, II, III пов'язані з молодими лісовими фітоценозами, вік деревостану в яких не перевищує 30–40 років. Відповідно, їм притаманний найнижчий індекс віковості (0,2–0,81) (табл. 6). На відміну від цього ценопопуляція IV має індекс віковості майже в 3 рази вищий (2,41). Вона

розвивається в рослинному угрупованні, що характеризується стиглим деревостаном. Про зміни структури ценопопуляцій брусниці через сукцесійно-вікові зміни деревостану раніше вже йшлося в літературі (Бурдюнене, 1987). Разом з тим в клімаксових угрупованнях південної Карелії онтогенетичний склад ценопопуляцій різних місцезростань стабільний при середньому віці парціальних кущів у 2,2–2,9 роки (Пааль, Пааль, 1989).

Деякі відмінності в онтогенетичних спектрах ценопопуляцій I–III відображають різну кислотність ґрунту (від 4,8 до 5,3). Неоптимальна кислотність порушує поглинання мінеральних речовин з ґрунту, що веде до зниження життєвого стану рослин, зміни темпів проходження етапів онтогенезу і, відповідно, структури популяцій. Крім того, ценопопуляція III приурочена до лісового масиву з більш високим вмістом азоту в ґрунті (5,9).

У цілому, більшість досліджених ценопопуляцій клоноутворюючих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу лісових угруповань НПП «Деснянсько-Старогутський» можна віднести до молодих, лише деякі – перехідні (для них характерні найвищі значення індексу старіння). Певна однорідність вікового складу ценопопуляцій визначається самою природою онтогенетичних спектрів. Це визнавалося і представниками московської демографічної школи: Л.Б.Заугольнова (1987, с. 23) 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 із здійсненням генетично закріпленої програми індивідуального розвитку». Про оборотні зміни онтогенетичних спектрів (повернення ценопопуляції до вихідного стану) рослин Карпат писали також В.Г.Кияк, Ю.І.Кобнев та Н.І.Сварнях (1991). У сформованих угрупованнях, як правило, ценопопуляції рослин мають інвазійну або нормальну структуру і часто неповночленні. Це спостерігається не лише в лісах, але й в інших типах фітоценозів (Вахрушева, Мишнев, 1988; Жилияев, 1987; Кияк, 1985; Коржинский, 1987; Малиновський, Царик, 1991; Каплан, Полякова, 1998). Стабільність онтогенетичного спектру – кращий показник адаптованості ценопопуляції до даних умов зростання (Климишин, Слободян, 1983).

Висновок

Серед вивчених 12-ти ценопопуляцій клоноутворюючих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистемах НПП «Деснянсько-Старогутський» переважають мономодальні з одним піком чисельності (за винятком двох ценопопуляцій *V. myrtillus*). Для переважної більшості ценопопуляцій пік чисельності припадає на парціальні кущі генеративної вікової групи. Певна частина ценопопуляцій (37% від загальної кількості) характеризується лівосторонніми спектрами з домінуванням парціальних кущів передгенеративного стану. Особливістю досліджених лісових фітоценозів є відсутність ценопопуляцій із правосторонніми спектрами, з переважанням субсенільних і сенільних рослин. Відповідно до класифікації Т.А.Работнова (Работнов, 1951) 58% досліджених ценопопуляцій можна вважати інвазійними, а 42% – нормальними. Для ценопопуляцій *S. vulgaris* критичними факторами виступають кислотність і вміст азоту в ґрунті, а також низька освітленість. Критичним екологічним фактором для ценопопуляцій *V. myrtillus* є кислотність ґрунту, найбільші розбіжності між оптимальними і реальними показниками зафіксовані в ценопопуляціях №1 і 3 з асоціацій *Pinetum myrtilloso-hylocomiosum* і *Querceto-Pinetum myrtillosum*. Для *V. vitis-idaea* критичним фактором також виступає зависока кислотність ґрунту, яка негативно впливає на життєвий стан рослин і популяцій в цілому.

Список літератури

- Асташенков А.Ю. Онтогенетическая структура и оценка состояния ценопопуляций в Забайкалье // Раст. мир. Азиат. Росс. – 2010. – №1 (5). – С. 66–72. /Astashenkov A.Yu. Ontogeneticheskaya struktura i otsenka sostoyaniya tsenopopulyatsiy v Zabaykal'ye // Rast. mir. Aziat. Ross. – 2010. – №1 (5). – S. 66–72./
- Астрологова Л.Е. Сравнительный анализ структуры ценопопуляций черники в сосняках-черничниках Архангельской области // Тез. докл. 7-го совещ. по классиф. растит. – Минск, 1989. – С.7. /Astrologova L.Ye. Sravnitel'nyy analiz struktury tsenopopulyatsiy cherniki v sosnyakakh-chernichnikakh Arkhangel'skoy oblasti // Tez. dokl. 7-go soveshch. po klassif. rastit. – Minsk, 1989. – S.7./
- Бурдюнене Д.К. Динамика ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* при сменах сосняков брусничных и бруснично-черничных в Литовской ССР // Растительные ресурсы. – 1987. – Т.23, №2. – С. 196–203. /Burdynene D.K. Dinamika tsenopopulyatsiy Vaccinium vitis-idaea pri smenakh sosnyakov brusnichnykh i brusnichno-chernichnykh v Litovskoy SSR // Rastitel'nye resursy. – 1987. – T.23, №2. – S. 196–203./

- Вахрушева Л.П., Мишнев В.Г. Возрастной состав ценопопуляций доминирующих видов травяного покрова дубравы // Изучение экосистем Крыма в природоохранном аспекте. – К., 1988. – С. 26–34. /Vakhrusheva L.P., Mishnev V.G. Vozrastnoy sostav tsenopopulyatsiy dominiruyushchikh vidov travyanogo pokrova dubravyy // Izucheniye ekosistem Kryma v prirodookhrannom aspekte. – K., 1988. – S. 26–34./
- Деева Н.М. Устойчивость ценопопуляций черники у северной границы ареала вида // Проблемы устойчивых биологических систем. – Х., 1990. – С. 272–274. /Deyeva N.M. Ustoychivost' tsenopopulyatsiy cherniki u severnoy granitsy areala vida // Problemy ustoychivyykh biologicheskikh sistem. – Kh., 1990. – S. 272–274./
- Жиляев Г.Г. Динамика популяций растений в сообществах субальпийского и альпийского поясов Карпат // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – К.: Наукова думка, 1987. – С. 42–52. /Zhilyayev G.G. Dinamika populyatsiy rasteniy v soobshchestvakh subal'piyskogo i al'piyskogo po yasov Karpat // Dinamika tsenopopulyatsiy travyanistykh rasteniy. – K.: Naukova dumka, 1987. – S. 42–52./
- Заугольнова Л.Б. Соотношение эндогенных и экзогенных факторов в динамике ценопопуляций семенных растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – К.: Наукова думка, 1987. – С. 19–25. /Zaugol'nova L.B. Sootnosheniye endogennykh i ekzogennykh faktorov v dinamike tsenopopulyatsiy semennykh rasteniy // Dinamika tsenopopulyatsiy travyanistykh rasteniy. – K.: Naukova dumka, 1987. – S. 19–25./
- Злобин Ю.А. К познанию строения клонов *Vaccinium myrtillus* L. // Ботан. журн. – 1961. – №3. – С. 414–419. /Zlobin Yu.A. K poznaniyu stroeniya klonov *Vaccinium myrtillus* L. // Botan. zhurn. – 1961. – №3. – S. 414–419./
- Злобин Ю.А., Храмченко Н.А. Некоторые эколого-фитоценоотические особенности обыкновенного вереска (*Calluna vulgaris* Hill.) на восточной границе ареала // Биологические науки. – 1963. – №3. – С. 125–130. /Zlobin Yu.A., Khramchenko N.A. Nekotoryye ekologo-fitotsenoticheskiye osobennosti obyknovennogo vereska (*Calluna vulgaris* Hill.) na vostochnoy granitse areala // Biologicheskije nauki. – 1963. – №3. – S. 125–130./
- Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. – Сумы: Унив. книга, 2009. – 263с. /Zlobin Yu.A. Populyatsionnaya ekologiya rasteniy: sovremennoye sostoyaniye, tochki rosta. – Sumy: Univ. kniga, 2009. – 263s./
- Каплан Б.М., Полякова Г.А. Сныть обыкновенная в парковых насаждениях // Лесное хозяйство. – 1998. – №4. – С. 31–32. /Kaplan B.M., Polyakova G.A. Snyt' obyknovennaya v parkovykh nasazhdeniyakh // Lesnoe khozyaystvo. – 1998. – №4. – S. 31–32./
- Кияк В.Г., Кобнев Ю.Н., Сварнях Н.И. Особенности возрастной структуры ценопопуляций и онтогенез горных растений Карпат // Экология популяций. – М., 1991. – С. 150–165. /Kiyak V.G., Kobnev Yu.N., Svaryakh N.I. Osobennosti vozrastnoy struktury tsenopopulyatsiy i ontogenez gornykh rasteniy Karpat // Ekologiya populyatsiy. – M., 1991. – S. 150–165./
- Кияк В.Г. Структура популяций рослин в угрупованні *Seslerietum caricetofe-stucosum* в Українських Карпатах // Український ботанічний журнал. – 1985. – Т.42, №3. – С. 10–13. /Kiyak V.G. Struktura populyatsiy roslyn v ugrupovanni *Seslerietum caricetofe-stucosum* v Ukrain's'kykh Karpatakh // Ukrain's'ky botanichnyy zhurnal. – 1985. – T.42, №3. – S. 10–13./
- Климишин О.С., Слободян Г.М. Щільність і віковий склад фітоценопопуляцій карпатських чорничників // Український ботанічний журнал. – 1983. – Т.40, №1. – С. 39–42. /Klymyshyn O.S., Slobodyan G.M. Shchil'nist' i vikovy sklad fitotsenopopulyatsiy karpats'kykh chornychnykiv // Ukrain's'ky botanichnyy zhurnal. – 1983. – T.40, №1. – S. 39–42./
- Коваленко І.М. Структура популяцій домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу лісових фітоценозів Деснянсько-Старогутського національного природного парку. Онтогенетична структура // Укр. ботан. журн. – 2005. – Т.62, №5. – С. 707–715. /Kovalenko I.M. Struktura populyatsiy dominantiv trav'yano-chagarnychkovogo yarusu lisovykh fitotsenoziv Desnyans'ko-Staroguts'kogo natsional'nogo pryrodnogo parku. Ontogenetychna struktura // Ukr. botan. zhurn. – 2005. – T.62, №5. – S. 707–715./
- Козюк В.П. Фіторесурси *Vaccinium vitis-idaea* L. (Ericaceae) Волинського Полісся // Український ботанічний журнал. – 1999. – Т.56, №6. – С. 629–634. /Kozyuk V.P. Fitoresursy *Vaccinium vitis-idaea* L. (Ericaceae) Volyn's'kogo Polissya // Ukrain's'ky botanichnyy zhurnal. – 1999. – T.56, №6. – S. 629–634./
- Коржинский Я.В. Структура ценопопуляций растений в луговичнике разнотравном // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – К.: Наукова думка, 1987. – С. 87–92. /Korzhinskiy Ya.V. Struktura tsenopopulyatsiy rasteniy v lugovichnike raznotravnom // Dinamika tsenopopulyatsiy travyanistykh rasteniy. – K.: Naukova dumka, 1987. – S. 87–92./
- Мазная Е.А., Лянгузова И.В. Биология прорастания семян некоторых видов рода *Vaccinium* L. // Растительные ресурсы. – 1999. – Т.35, №1. – С. 53–60. /Maznaya Ye.A., Lyanguzova I.V. Biologiya prorastaniya semyan nekotorykh vidov roda *Vaccinium* L. // Rastitel'nyye resursy. – 1999. – T.35, №1. – S. 53–60./
- Малиновський К.А., Царик Й.В. Структура популяцій рослин у Карпатах // Український ботанічний журнал. – 1991. – Т.48, №6. – С. 82–87. /Malynovs'ky K.A., Tsaryk Y.V. Struktura populyatsiy roslyn u Karpatakh // Ukrain's'ky botanichnyy zhurnal. – 1991. – T.48, №6. – S. 82–87./
- Пааль Т., Пааль Я. Структура ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* L. – Таллин: Валгус, 1989. – 212с. /Paal' T., Paal' Ya. Struktura tsenopopulyatsiy *Vaccinium vitis-idaea* L. – Tallin: Valgus, 1989. – 212s./

- Панченко С.М. Лесная растительность национального природного парка «Деснянско-Старогутский». – Сумы: Университетская книга, 2013. – 312с. /Panchenko S.M. Lesnaya rastitel'nost' natsional'nogo pryrodnogo parka «Desnyansko-Starogutskyy». – Sumy: Universitetskaya kniga, 2013. – 312s./
- Работнов Т.А. К методике наблюдения над травянистыми растениями на постоянных площадках // Ботанический журнал. – 1951. – Т.36, №6. – С. 450–457. /Rabotnov T.A. K metodike nablyudeniya nad travyanistymi rasteniyami na postoyannykh ploshchadkakh // Botanicheskiy zhurnal. – 1951. – Т.36, №6. – С. 450–457./
- Серебряков И.Г., Чернышова М.Б. О морфогенезе жизненной формы кустарничка у черники, брусники и некоторых болотных Ericaceae // Бюлл. МОИП. (Отд. биол.). – 1955. – Т.60, №4. – С. 65–77. /Serebryakov I.G., Chernyshova M.B. O morfogeneze zhiznennoy formy kustarnichka u cherniki, brusniki i nekotorykh bolotnykh Ericaceae // Byull. MOIP. (Otd. biol.). – 1955. – Т.60, №4. – С. 65–77./
- Слободян Г.М. Сравнительная характеристика структуры ценопопуляций черники в первичных и вторичных биогеоценозах Карпат // Сб. «Биогеоцен. исслед. на Украине». – Львов, 1984. – С. 136–137. /Slobodyan G.M. Sravnitel'naya kharakteristika struktury tsenopopulyatsiy cherniki v pervichnykh i vtorichnykh biogeotsenozakh Karpat // Sb. «Biogeotsen. issled. na Ukraine». – L'vov, 1984. – С. 136–137./
- Соломаха В.А. Синтаксономія рослинності України. – К.: Фітосоціоцентр, 2008. – 296с. /Solomakha V.A. Syntaksonomiya roslynnosti Ukrainy. – K.: Fitosotsiotsentr, 2008. – 296s./
- Тимошок Е.Е., Паршина Н.В. Возрастная структура *Vaccinium vitis-idaea* L. в Западной Сибири // Раст. ресурсы. – 1992. – №3. – С. 1–14. /Timoshok Ye.Ye., Parshina N.V. Vozrastnaya struktura *Vaccinium vitis-idaea* L. v Zapadnoy Sibiri // Rast. resursy. – 1992. – №3. – С. 1–14./
- Царик И.В. Влияние выпасания на ценопопуляционную структуру чагарничково-травяного яруса *Piceetum myrtillosum* // Укр. ботан. журн. – 1984. – Т.41, №6. – С. 28–33. /Tsaryk I.V. Vplyv vyvasannya na tsenopopulyatsiynnu strukturu chagarnychkovo-trav'yanogo yarusu *Piceetum myrtillosum* // Ukr. botan. zhurn. – 1984. – Т.41, №6. – С. 28–33./
- Чиркова Н.Ю., Егошина Т.Л. Демографические характеристики популяций *Vaccinium vitis-idaea* L. в условиях южнотаежных лесов Кировской области // Вестн. ОГУ. – 2007. – №12. – С. 96–101. /Chirkova N.Yu., Yegoshina T.L. Demograficheskiye kharakteristiki populyatsiy *Vaccinium vitis-idaea* L. v usloviyakh yuzhnotayezhnykh lesov Kirovskoy oblasti // Vestn. OGU. – 2007. – №12. – С. 96–101./
- Didukh Ya.P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. – Kyiv: Phytosociocentre, 2011. – 176p.
- Gimingham C.H., Gilliam F.S. Ecology of heathland. – L.: Chapman Hall, 1972. – 266p.
- Grubb P.J. A positive distrust in simplicity – lessons from plant defences and from competition among plants and animals // J. Ecol. – 1992. – Vol.80, no.4. – P. 585–610.
- Kayll A.J., Gimingham C.H. Vegetative regeneration of *Calluna vulgaris* after fire // J. Ecol. – 1965. – Vol.53, no.3. – P. 127–134.
- Moszińska B. Some problems on ecology of *Vaccinium myrtillus* L. in pine forest communities // Pol. Ecol. Stud. – 1985. – Vol.9, no.4. – P. 565–643.
- Selas V. Seed production of masting dwarf shrub, *Vaccinium myrtillus* in relation to previous reproduction and weather // Can. j. Bot. – 2000. – Vol.78, no.4. – P. 423–429.
- Welch D., Scott D., Dogle S. Studies on the paradox of seedling rarity in *Vaccinium myrtillus* L. in NE Scotland // Bot. j. Scott. – 2000. – Vol.52, no.1. – P. 17–30.

Представлено: А.П.Вакал / Presented by: A.P.Vakal
Рецензент: О.В.Безроднова / Reviewer: O.V.Bezrodnova
Подано до редакції / Received: 18.07.2015