

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ПОЛІСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Факультет лісового господарства та екології
Кафедра загальної екології

Кваліфікаційна робота
на правах рукопису

Никончук Євгеній Валентинович
(прізвище, ім'я, по-батькові здобувача вищої освіти)

УДК: 631:504
(індекс)

КВАЛІФІКАЦІЙНА РОБОТА

**Механізми підтримання біологічного різноманіття лісових
біогеоценозів на прикладі Словечансько-Овруцького кряжу**

101 – екологія
(шифр і назва спеціальності)

Подається на здобуття освітнього ступеня магістра

кваліфікаційна робота містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

Є. В. Никончук
(підпис, ініціали та прізвище здобувача вищої освіти)

Керівник роботи

Світельський Микола Михайлович
(прізвище, ім'я, по-батькові)
кандидат сільськогосподарських наук, доцент
(науковий ступінь, вчене звання)

Житомир – 2020

ПОЛІСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Факультет лісового господарства та екології
Кафедра загальної екології
Спеціальність 101 «Екологія»

«ЗАТВЕРДЖУЮ»
Завідувач кафедри загальної
екології доктор біологічних
наук, доцент Котюк Л.А.

—
«___» грудня 2020 р.

**ЗАВДАННЯ
НА КВАЛІФІКАЦІЙНУ РОБОТУ**

Никончука Євгенія Валентиновича

(прізвище, ім'я, по-батькові здобувача вищої освіти в родовому відмінку)

101 – екологія

1.Тема кваліфікаційної роботи Механізми підтримання біологічного різноманіття лісових біогеоценозів на прикладі Словечансько-Овруцького кряжу

затверджена наказом № 1395 ст. від «09» листопада 2020 р.

2.Термін подання роботи «01» грудня 2020 р.

3.Предмет дослідження: *природні та антропогенні механізми підтримання біологічного різноманіття лісових біогеоценозів, вплив факторів на природні механізми підтримання біологічного різноманіття в різних ландшафтних підрозділах, механізми стійкості різноманіття лісових біогеоценозів.*

4.Об'єкт дослідження: *лісові біогеоценози, види дерев, світлолюбні та тіневитривалі види, вологозабезпечення, різноманіття лісових біогеоценозів.*

5.Методи дослідження _____

6.Інформаційна база дослідження _____

7.Зміст роботи (перелік питань, які потрібно було розробити)_____

8.Перелік графічного матеріалу_____

9.Дата видачі завдання «06» вересня 2019 р.

Керівник роботи _____Світельський Микола Михайлович
(науковий ступінь, вчене звання) (підпис) (прізвище, ім'я, по-батькові)

Завдання прийняв

до виконання _____Никончук Євгеній Валентинович
(підпис) (прізвище, ім'я, по-батькові)

КАЛЕНДАРНИЙ ПЛАН РОБОТИ

№ п/п	Назва етапів дипломного проекту (роботи)	Термін виконання	Примітки
1.	Виконання аналітичного огляду фахової літератури та обґрунтування обраного напрямку досліджень	Вересень 2019– грудень 2019 р.	Виконано
2.	Розроблення програми досліджень, календарного плану їх виконання та освоєння методики проведення досліджень	Січень – березень 2020 р	Виконано
3.	Виконання практичної частини роботи	Протягом 2019 – 2020 рр.	Виконано
4.	Аналіз, узагальнення та інтерпретація одержаних експериментальних даних	Жовтень - листопад 2020 р.	Виконано
5.	Написання дипломної роботи та підготовка до її захисту	Грудень 2020 р.	Виконано

Здобувач вищої освіти _____Никончук Євгеній Валентинович
(підпис) (прізвище, ім'я, по-батькові)

Керівник роботи _____Світельський Микола Михайлович
(науковий ступінь, вчене звання) (підпис) (прізвище, ім'я, по-батькові)

«__» грудня 2020 р.

АНОТАЦІЯ

Никончук Є. В. Механізми підтримання біологічного різноманіття лісових біогеоценозів на прикладі Словечансько-Овруцького кряжу. – Кваліфікаційна робота на правах рукопису.

Кваліфікаційна робота на здобуття освітнього ступеня магістра за спеціальністю 101 – екологія. – Поліський національний університет, Житомир, 2020.

Зміст анотації: кваліфікаційна робота розкриває питання антропогенної деградації лісових біогеоценозів із використанням сучасних уявлень про структуру клімаксових доагрикультурних угруповань. Для хвойно-широколистяних лісів складені шкали світлолюбності, тіньовитривалості і діапазону продукційних можливостей з урахуванням онтогенетичних станів дерев.

Ключові слова: види дерев, біологічне різноманіття, лісові біогеоценози, світлолюбність, вологозабезпечення, екосистеми.

ANOTATION

Nikonchuk E.V. Mechanisms for maintaining the biological diversity of forest biogeocenoses on the example of the Slovechansko-Ovruch ridge. – Manuscript qualification work.

Qualification work for the master's degree in specialty 101 – ecology. – Polissia National University, Zhytomyr, 2020.

Summary of the abstract: qualification work reveals the issue of anthropogenic degradation of forest biogeocenoses using modern ideas about the structure of menopausal pre-agricultural groups. For coniferous-deciduous forests, scales of light-loving, shade-tolerant and range of production capabilities are compiled, taking into account the ontogenetic states of trees.

Key words: tree species, biological diversity, forest biogeocenoses, light-loving, moisture supply, ecosystems.

ЗМІСТ

ВСТУП	7
РОЗДІЛ 1. МЕТОДОЛОГІЧНІ ПІДХОДИ ДО ВИВЧЕННЯ МЕХАНІЗМІВ ПІДТРИМАННЯ БІОЛОГІЧНОГО РІЗНОМАНІТТЯ (огляд літератури)	9
1.1. Ієрархічна організація екосистем	9
1.2. Сучасні уявлення про сукцесію і клімакс	10
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ	13
2.1. Екологічна характеристика району досліджень	13
2.2. Місце та умови проведення досліджень	15
РОЗДІЛ 3. ФОРМУВАННЯ РІЗНОМАНІТТЯ ЛІСОВИХ БІОГЕОЦЕНОЗІВ	21
3.1. Відношення дерев до світла і вологозабезпечення	21
3.2. Зоохорія і формування різноманіття лісових біогеоценозів	36
ВИСНОВКИ	41
ПРАКТИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ	42
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	43

ВСТУП

Деградація лісових біогеоценозів прямопропорційно залежить від антропогенного впливу. Значна вирубка ділянок лісів впливає не тільки на ту ділянку де відбулася вирубка, а й на сусідні, змінюючи режим різних екологічних факторів. Як показує практика попередніх досліджень, в основі змін лежить світловий режим, режим вологості та зміни вологості, режим нітратів і інші. На основі цих досліджень було проведено комплекс досліджень і розгляд різних механізмів підтримання біорізноманіття лісових біогеоценозів на прикладі Словечансько-Овруцького кряжу.

Об'єкт досліджень – лісові біогеоценози Словечансько-Овруцького кряжу.

Предмет досліджень — механізми підтримки біологічного різноманіття лісових біогеоценозів.

Актуальність дослідження. Проблема збереження біорізноманіття лісових біогеоценозів почала існувати дуже давно. Великі темпи добування деревини, осушення природних боліт, збір рідкісних рослин, грибів та ягід спричинили активний процес антропогенного навантаження, який призвів до деградації біогеоценозу. Тому на цей час тема збереження лісових біогеоценозів є актуальною для забезпечення сталого розвитку і сприятливого навколишнього середовища для наступних поколінь.

Мета і завдання роботи. Метою дослідження було вивчення механізмів підтримки біологічного різноманіття лісових біогеоценозів на прикладі Словечансько-Овруцького кряжу.

Для вирішення даної проблеми були визначені наступні завдання:

- визначити відношення дерев до світла;
- ознайомитися з шкалами світлолюбності та тіньовитривалості в лісових біогеоценозах;
- з'ясувати відношення дерев до вологи;
- вивчити особливості утворення «вікон» в лісових біогеоценозах;
- визначити роль тварин в формуванні лісових біогеоценозів.

Наукова новизна. Наукові дослідження показали залежність лісових біогеоценозів від світлового режиму та впливу вологості. Також проведені дослідження показали вплив тварин у розвиток біогеоценозу.

Практичне значення. Результати досліджень можуть бути використані для планування лісонасаджень та забезпечення відтворення лісів пошкоджених від вирубок або пожеж.

Програма досліджень включала наступні питання: вплив світла на дерева різних видів, вплив вологості на дерева різних видів та особливості поширення видів рослин через діяльність тварин.

Апробація результатів досліджень. Матеріали досліджень були опубліковані у ряді конференцій зокрема:

1. Соломатіна В. Д., Світельський М. М., Никончук Є. В., Алексійчук О. М., Тимченко А. Ю. Бріоіндикація стану лісових екосистем Словечансько-Овруцького кряжу. III Всеукр. наук.-практ. конф. «Водні та наземні екосистеми та збереження їх біорізноманіття-2020»: Зб. наук праць. Житомир: Вид-во ЖНАЕУ, 2020. С. 152-154.

2. Никончук Є. В., Тимченко А. Ю., Алексійчук О. М., Світельський М. М. Еколого-біологічні особливості накопичення ефірної олії в кореневищах *Valeriana officinalis* L. при застосуванні мінеральних добрив: Біологічні дослідження – 2020: зб. Наук. пр. (XI Всеукраїнська науково-практична конференція з міжнародною участю). Житомир: Рута, 2020. С. 418-421.

3. Світельський М. М., Никончук Є. В., Тимченко А. Ю., Алексійчук О. М. Лісові біогеоценози та механізми підтримання їх біологічного різноманіття. Наукові читання: Збірник наукових праць. Житомир: ЖНАЕУ, 2020. С.: 59-62 с.

4. Никончук Є. В. Механізми стійкості лісових біогеоценозів. Екологія. Наука. Практика – 2020: матеріали Всеукраїнської наук.-практ. Конф. Житомир: ЖНАЕУ, 2020. С. 88-91.

РОЗДІЛ 1. МЕТОДОЛОГІЧНІ ПІДХОДИ ДО ВИВЧЕННЯ МЕХАНІЗМІВ ПІДТРИМАННЯ БІОЛОГІЧНОГО РІЗНОМАНІТТЯ (огляд літератури)

1.1. Ієрархічна організація екосистем

Один із способів пізнання механізмів підтримки біологічного різноманіття — побудова ієрархічних рядів природних об'єктів і дослідження елементів за принципом «елемент - система». Цей підхід передбачає, що будь-яка система як елемент входить до складу іншої системи. Попередня історія фітоценології та біогеоценології показала, що функціональну організацію природних систем важко зрозуміти, використовуючи тільки один ієрархічний ряд [31].

Аналіз літератури показав, що дослідження механізмів підтримки біологічного різноманіття доцільно вивчати на наступних рівнях організації живого: мікрогрупа — парцелла — біогеоценоз — група біогеоценозів — біогеоценотичний покрив [2, 18, 19].

Мікрогрупа — найбільш дрібний елемент внутрішньої неоднорідності біогеоценозу. Вона створюється підлеглими рослинами і ріючими тваринами.

У лісових спільнотах ця неоднорідність доповнюється вітрувально-грунтовими комплексами (ВГК). ВГК, що виникають в результаті падіння старих дерев, представлені вивертами кореневої системи, ямами, буграми. Часом тварини і елементи ВГК — це своєрідні мікрооб'єднання, на яких формуються оригінальні комплекси рослин і тварин — мікрогрупи. Для них властиві особливі динамічні процеси — мікросукцесії [2, 18, 19].

Парцела. Біогеоценотичні парцели — структурні частини горизонтального розчленування біогеоценозів, що відрізняються один від одного складом, властивостями своїх компонентів, специфікою їх зв'язків і матеріально-енергетичного обміну. Іншими словами, біогеоценоз не буває абсолютно однорідним за складом і будовою своїх компонентів. Провідну

роль в горизонтальній неоднорідності біогеоценозів відіграє рослинність. Ця неоднорідність неминуче тягне за собою різноманітність інших компонентів біогеоценозу: атмосфери, ґрунту і тваринного населення [2, 18, 19].

Біогеоценоз. Це поняття введено в науку В.Н. Сукачовим в 1940 році. Під біогеоценозом він розумів ділянку земної поверхні, на якій в тісній взаємодії розвивається однорідна за складом і продуктивністю рослинність, однорідний комплекс тварин, мікроорганізмів, однорідний за фізико-хімічними властивостями ґрунт, а також підтримується однорідна газова і кліматична ситуація і встановлюється однорідний за масштабом і ритмом матеріально-енергетичний обмін між усіма складовими біогеоценозу [18, 19].

Біогеоценотичний покрив. Термін «біогеоценотичний покрив» вперше в 1947 році запропонував В.Н. Сукачов, під яким розуміється сукупність біогеоценозів якоїсь ділянки земної поверхні або всієї Землі [18].

Дослідження, проведені на рівні організму, дають можливість пояснити специфіку популяційного життя будь-якого виду. Якщо ж аналізується популяційне життя едифікатора, то її особливості дозволяють розкрити специфіку структури і динаміки біогеоценозів в цілому. Отже, дослідження будь-якого ценозу і механізмів підтримки його біологічного різноманіття доцільно починати з аналізу біології та екології основних мешканців, для лісових угруповань — з видів дерев [7, 9, 11].

1.2. Сучасні уявлення про сукцесію і клімакс

З'ясування природних і антропогенних механізмів підтримки біологічного різноманіття неможливо без вивчення спільнот в динаміці. Сукцесія і клімакс — основні поняття фітоценології та біогеоценології, які враховують динамічний аспект спільнот. В даний час в рамках еколого-демографічного підходу розроблена нова концепція біогеоценозу, сукцесії і клімаксу.

Сукцесія — формування (первинна сукцесія) або відновлення (вторинна сукцесія) потоків поколінь в популяціях всіх видів біогеоценозів. Розрізняють автогенні і алогенні сукцесії, а також їх варіанти [9].

Розвиток автогенних сукцесій обумовлений внутрішніми причинами. Рушійна сила автогенної сукцесії — середовищеутворююча діяльність популяцій ключових видів (едифікаторов), в результаті якої формується біотично обумовлене гетерогенне середовище біогеоценозу.

Виділяється два варіанти алогенних сукцесій: первинна і вторинна. Первинна сукцесія формується, якщо повністю знищується попередній біогеоценоз, а вторинна — якщо попереднє співтовариство знищується частково. Розвиток алогенних сукцесій обумовлений зовнішніми причинами, які постійно впливають на потоки поколінь всіх членів біоти. Розрізняють два варіанти алогенних сукцесій. До першого варіанту відносяться дигресії — погіршення стану спільноти через зовнішні причини. Другий варіант представлений екотопічно зумовленими угрупованнями видів, що не досягли стану системи. Ці угруповання відчувають періодичні впливи, які повністю визначають склад і структуру біоти. При автогенно-алогенних сукцесіях розвиток потоків поколінь періодично переривають зовнішні впливи. Якщо ці дії припиняються, то розвиток біогеоценозу стає ендеогенним.

Клімакс — біогеоценози, в яких підтримуються стійкі потоки поколінь в популяціях всіх видів, екологічні потреби яких повністю реалізуються при досягненні динамічно рівноважного стану в конкретному місці проживання. Стійкі потоки поколінь підтримуються в результаті середовище утворюючої діяльності всіх ключових видів [7].

У сучасному лісовому покриві повністю відсутні клімаксні біогеоценози з необхідним набором ключових видів різних функціональних груп. У зв'язку з цим введено поняття «субклімакс». Субклімакс — біогеоценоз, у якому існує тільки частина ключових видів і неповні набори

підлеглих видів. Субклімаксові біогеоценози характеризуються стійким потоком поколінь в популяціях збережених ключових видів.

В роботі для оцінки стану біологічного різноманіття сучасних біогеоценозів використовувалися ознаки-індикатори сукцесійного і клімаксового станів спільнот, розроблені вітчизняними демографами рослин [11].

Ознаки-індикатори клімаксового стану: повночленність видового складу дерев, ареал яких проходить через досліджуваний фізико-географічний район, і екологічні потреби яких відповідають розглянутому екотопу; повночленність онтогенетичних спектрів всіх видів дерев; повночленність видів різних популяційних стратегій в складі деревного ярусу; повночленність всіх парцел, які знаходяться на різних етапах розвитку; розвиненість вітрово-грунтових комплексів; полідомінантний склад синузій дерев, чагарників і трав.

Ознаки-індикатори сукцесійного стану: неповночленність видового складу дерев, ареал яких проходить через досліджуваний фізико-географічний район, і екологічні потреби яких відповідають розглянутому екотопу; неповночленність онтогенетичних спектрів всіх або частини видів дерев; неповночленність видів різних популяційних стратегій в складі деревного ярусу; неповночленність всіх етапів розвитку парцел; нерозвиненість вітрово-грунтових комплексів; оліго- або монодомінантний склад синузій дерев, чагарників і трав [25-29].

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Екологічна характеристика району досліджень

Основні дослідження проводилися в Словечансько-Овруцькому кряжі і Поліському заповіднику.

Словечансько-Овруцькому кряж простягається на 45-50 км із заходу на схід ($28^{\circ} 5''$ — $28^{\circ} 44''$ сх. д.) і від 5 до 20 км з півночі на південь ($51^{\circ} 7'$ — $50^{\circ} 28''$ пн. ш.). Площа становить близько 490 км^2 [1, 8, 10-12].

Поверхня кряжа піднесена до висоти від 200-319 м над р.м. і різко контрастує з навколишньою Поліською рівниною. Кряж — це макрорельєфне утворення, розчленоване долинами річок Норині, Селивоніхи, Словечни та інших, а також глибокими системами ярів (наприклад, Гребенця і Закриниччя), котрі формують мезорельєф. Мікрорельєф створюють дрібніші яри та інші типи ерозійних утворень [1, 8, 10-12].

Клімат кряжа помірно вологий, помірно континентальний. Характерними є тепле, переважно вологе літо та м'яка хмарна зима. Середньорічна температура становить від $+6,5^{\circ}\text{C}$ (Овруч) до $+8,9^{\circ}\text{C}$ (Селезівка) з середньою температурою липня $+19,0$ — $19,8^{\circ}\text{C}$, січня 6°C (Овруч) [1, 8, 10-12].

Середньорічна сума опадів по метеостанціях становить 610 (Овруч) і 674 мм (Селезівка), середня кількість днів з опадами — 103-105, середня тривалість вегетаційного періоду — 201-202 доби [1, 8, 10-12].

Фрагментарно поширені торфово-болотні, лучно-болотні, мулувато-болотні ґрунти тощо [1, 8, 10-12].

За даними Г.К.Смика – рослинність регіону включає 1180 видів судинних рослин, що в чисельності наближається до дикорослої флори, характерної для Житомирського Полісся. Важливим є те, що флора Овруцького кряжу складається з реліктових рослин [1, 8, 10-12].

Часто зустрічаються серед ссавців лось, косуля, кабан дикий, лисиця, куниця лісова, бобер річковий, білка звичайна, заєць-русак, тхір лісовий, їжак

звичайний і інші. Птахи представлені такими видами, як: чирок-тріскунок, лелека білий, крижень, куріпка сіра і інші. Серед плазунів поширені ящірка прудка, черепаха болотяна, вуж звичайний, гадюка звичайна. Земноводні представлені тритоном гребінчастим, часничницею, жабою озерною, ставковою і трав'яною. Серед риб зустрічаються сом, щука, в'юн, лин і ін [1, 8, 10-12].

Місце розташування Поліського заповідника – північно-західна частина Центрального, або Житомирського, Полісся України. Рельєф заповідника утворений високими піщаними грядами, дюнами і валами. Серед ґрунтів поширені дерново-середньопідзолисті піскові та глинисто-піскові ґрунти різного ступеню оглеєння. Клімат, де розміщений заповідник, помірно вологий, континентальний, з теплим, помірно вологим літом і м'якою хмарною зимою. Середня температура влітку становить +17 °С. Річна кількість опадів становить 510-1070 мм [8, 10-12].

Флора судинних рослин нараховує 604 види, мохоподібних - 139, водоростей - 376, лишайників - 140, грибів - 42 види [8, 10-12].

Тваринний світ заповідника налічує 39 видів ссавців, 180 - птахів, 7 - плазунів, 11 - земноводних, 19 - риб, 537 – комах [8, 10-12].

Звичними тут є зустрічі з ссавцями (лось, косуля, олень благородний, кабан дикий, лисиця, куниця лісова, бобер річковий, білка звичайна, заєць-русак, тхір лісовий, ласка та їжак звичайний); птахами (лелека білий, куріпка сіра, крижень, чирок-тріскунок, тетерев, шуліка чорний); плазунами (вуж звичайний, гадюка звичайна, черепаха болотяна, ящірка прудка); земноводними (тритон гребінчастий, часничниця, жаби озерна, ставкова і трав'яна). Із риб звичайними є щука, сом, лин, в'юн, в'язь, минь і ін [8, 10-12].

2.2. Місце та умови проведення досліджень

Механізми підтримки біорізноманіття вивчали на різних рівнях організації живих систем: ландшафтному, ценотичному, популяційному і організмівому.

На *ландшафтному рівні* найменшою одиницею дослідження була місцевість. Це пов'язано з тим, що на рівні місцевості провідна роль в диференціації рослинності належить екотопу. Екотоп — місцепроживання особин, популяцій, ценозів, що характеризується певним поєднанням екологічних факторів.

На *популяційному рівні* в центрі уваги були популяції дерев і чагарників. Це пов'язано з тим, що в основі стійкого існування лісових ценозів, а також їх біологічного різноманіття, лежить кругообіг поколінь складових їх популяцій.

На *організмовому рівні* вивчали біологічні та екологічні особливості особин видів дерев. Це пов'язано з тим, що дерева визначають структуру і видове різноманіття підлеглих синузій і тим самим обумовлюють основні риси структури і динаміки ценозу в цілому. Серед біологічних особливостей звертали увагу на риси рослин, від яких залежить здатність видів панувати або займати підлегле становище в суспільстві. Серед екологічних особливостей основна увага приділена відношенню рослин до світла і вологозабезпечення, які визначають розподіл дерев в лісовому співтоваристві. Вивчали наступні види дерев: береза бородавчата (*Betula pendula* Roth) і пухнаста (*B. pubescens* Ehrh.), бук лісовий (*Fagus sylvaticus* L.), граб звичайний (*Carpinus betulus* L.), ялина звичайна (*Picea abies* (L.) Karst), клени звичайний (гостролистий) (*Acer platanoides* L.), польовий (*A. campestre* L.) і татарський (*A. tataricum* L.), осика (*Populus tremula* L.), горобина звичайна (*Sorbus aucuparia* L.), сосна звичайна (*Pinus sylvestris* L.), яблуня лісова (*Malus sylvestris* Mill.) і ясен звичайний (*Fraxinus excelsior* L.) [20, 22, 34].

Оцінка онтогенетичного стану рослин. Для дослідження складу і структури популяцій рослин використовували календарний і біологічний вік особин. Синоніми біологічного віку: онтогенетичний стан, віковий стан, фізіологічний вік. Онтогенетичні групи (табл. 2.2) виділяли відповідно до класифікації онтогенетичних станів насінневих рослин.

Оцінка стану ценопопуляції рослин. Стан ценопопуляції дерев і чагарників оцінювали двома способами: за типом онтогенетичних спектрів та за геоботанічними даними.

Оцінка стану ценопопуляції за типами онтогенетичних спектрів. У роботі все онтогенетичні спектри порівнювали з характерним. Характерний спектр — це повночленний онтогенетичний спектр, в якому чисельне співвідношення особин різних онтогенетичних груп визначається біологічними властивостями видів.

Таблиця 2.1

Онтогенетичний стан і періоди дерев і кущів [42]

Період	Онтогенетичний стан	Індекс
I. Латентний	1. Насінина	se
II. Передгенеративний	2. Пророщена насінина	p
	3. Ювенільні	j
	4. Іматурні 1-ої підгрупи	im ₁
	5. Іматурні 2-ої підгрупи	im ₂
	6. Віргільні 1-ої підгрупи	v ₁
	7. Віргільні 2-ої підгрупи	v ₂
III. Генеративний	8. Молода генеративна рослина	g ₁
	9. Зріла генеративна рослина	g ₂
	10. Стара генеративна рослина	g ₃
IV. Післягенеративний	11. Сенільна	s

Аналіз ценопопуляції проводили за методикою загальною для всіх рослин зі спеціальними доповненнями для дерев і чагарників. Всі деревні рослини за висотою ділили на дві фракції: 1 — до 50 см; 2 — більше 50 см. Облік чисельності та онтогенетичного складу особин першої фракції проводили на майданчиках 100 м² в 5-кратній повторюваності, другий — суцільним перерахунком на всій пробі.

Для кожної особини визначали онтогенетичний стан, іноді — життєвість за 4-бальною шкалою (нормальна, знижена, низька, сублетальна) і походження (насінневе, вегетативне). Всі дані перераховані на 1 га. Закладено 70 пробних площ від 0,25 га до 1 га [42].

Оцінка стану ценопопуляції за геоботанічними даними. У деяких випадках використовували експрес-оцінку стану ценопопуляції за геоботанічними описами, в яких зазначена велика кількість видів в кожному з ярусів лісового співтовариства.

Особи видів з дефінітивними (стійкими) популяціями присутні у всіх ярусах. Види, популяції яких регресивні або інвазійні, присутні, відповідно, тільки в деревостойі або тільки в трав'яному або чагарниковому ярусах [24, 26, 36, 40, 41].

Складання геоботанічних описів. При виділенні ярусів використовували шкалу онтогенетичних станів дерев. До ярусу А відносили *g* і *s* дерева, до ярусу В — *im2* і *v* дерева, а також *v* і *g* чагарники, до ярусу С — трави, чагарники, *imi nj* дерева, а також *zm nj* чагарники, до ярусу D — мохи та лишайники. Такий поділ на яруси дозволяє побічно оцінити повночленність онтогенетичних спектрів ценопопуляцій дерев і чагарників і, отже, говорити про їх стійкість.

У кожному ярусі для об'єднаного визначення проективного покриття і достатку видів використовували шкалу Ж. Браун-Бланке. Розміри геоботанічних майданчиків були різними. Для опису лісів використовували майданчики по 100 м, для луків — майданчики по 25 м, для опису мікрогруп рослин — майданчики менших розмірів (від 0,25 м² до 1,00 м²). В останньому випадку розміри визначалися площею мікрогруп.

Для визначення показників рослини ретельно викопували, проміряли і зважували в повітряно-сухому стані на вагах РЦ-10Ц (до 10 кг), ВТК-500 (до 0,1 г) і на торсійних ВТ-500 (до 1 мг). У кожному разі у рослин визначали календарний і біологічний вік. Календарний вік визначали за морфологічними ознаками (підрахунком річних приростів по кільцям на місці опалої луски) і за анатомічними ознаками (підрахунком числа річних кілець на зрізах деревини в основі стовбура). У всіх плодоносних особин визначали реальну і потенційну насінневу продуктивність [24, 26, 40, 41].

Світловий мінімум підросту. Цей показник відображає рівень світла, при якому ще можливий позитивний баланс рослини між утворенням органічної речовини при фотосинтезі і витратами її на процеси життєдіяльності.

При цьому мається на увазі, що невеликий позитивний баланс забезпечує виживання підросту. При визначенні світлового мінімуму підросту дотримувалися таких правил. По-перше, під пологом лісу особини підбирали в найбільш затінених ділянках. Аналіз попередніх експериментальних робіт показав, що лісах з подібним світловим режимом чітко виявив дві обставини: ізоляція кореневої системи дорослих дерев не покращує життєвого стану підросту; рухливі форми мінеральних речовин ґрунту не повністю використовуються пригніченими рослинами. Виживання в цих лісах залежить в основному від адаптації рослин до низької освітленості. По-друге, на цих ділянках чисельність підросту була така, що їх кореневі системи не перекривалися. В цьому випадку конкурентний вплив сусідніх особин зведено до мінімуму. По-третє, підріст підбирався в оптимальних умовах за зволоженням і мінеральним живленням з використанням екологічних шкал Д.Н. Циганова (1983).

Найбільш придатними умовами для липи, ясеня і в'яза виявилися спільноти з домінуванням в ярусі трави *Aegopodium podagraria*, для кленів гостролистого і польового — ценози з кондомінуванням *Aegopodium podagraria* і *Carex pilosa*, для дуба, клена татарського і граба — спільноти з кондомінатами *Carex pilosa* і *Poa nemoralis*, для берези, ялини, верби та осики — ценози з перегниваючими колодами дерев, які насичені елементами мінерального живлення і вологою, а для сосни — сосняки-зеленомошники [3, 5, 6, 25].

Основні параметри особин деревних рослин, які використовували в роботі. Світловий мінімум підросту визначали люксометром Ю-116. Вимірювання проводили над особинами кожну годину з 9 ранку до 18 години вечора протягом кількох сонячних днів. Одночасно вимірювали повну

освітленість на відкритому просторі. Значення освітленості над особинами виражали у відсотках від повної і усереднювали за весь інтервал часу. Оскільки визначити сезонну динаміку освітленості над кожною особою не представлялося можливим, то в роботі світловий мінімум підросту визначали всередині літа, коли розвиток листя був максимальним [3].

Методи вивчення відношення листяних дерев до вологозабезпечення. Відношення рослин до вологозабезпечення оцінювали за такими показниками: вміст води в листках в стані насичення, дефіцит насичення листя водою, інтенсивність транспірації.

Порівняння робіт екологів рослин дозволило знайти такий показник відношення рослин до вологозабезпечення, який в меншій мірі залежить від коливання умов зовнішнього середовища і є видоспецифічним. Це вміст води в листках в стані насичення. Вважається, що існує зворотна залежність між вмістом води в листках і ступенем ксероморфності рослин. Вміст води визначали в листі, які закінчили ріст. Спочатку листя витримували у воді до насичення і зважували на торсійних вагах. Після цього проби висушували в термостаті до постійної маси і знову зважували. Відсотковий вміст води в листках визначали за формулою: $((W_H - W_{ac}) / W)$, де W_H — маса листя в стані насичення, W_{ac} — абсолютно суха маса листя. Дефіцит насичення листя визначали у відсотках за формулою: $((N_n - N_{факт}) / N_n) \cdot 100$, де N_n — вміст води в листках в стані насичення, $N_{факт}$ — вміст води в листках до насичення. Інтенсивність транспірації визначали ваговим методом. Для нівелювання впливу зовнішніх умов листя попередньо доводили до повного насичення водою. Всі параметри вимірювали при $t = 20^\circ\text{C}$ і при відносній вологості повітря 40-50% [29].

Статистичні методи. Враховували наступні статистичні показники: середнє арифметичне (M), помилка середнього арифметичного (m), середнє квадратичне відхилення, або сигма (σ), обсяг вибірки (N), коефіцієнт кореляції для малих вибірок (r). Відповідність розподілу даних нормальному оцінювали за критерієм Х-квадрат (%). Для парного порівняння незв'язних вибірок, що підкоряються нормальному розподілу, застосовувався критерій

Стьюдента (f). Для парного порівняння незв'язаних вибірок, які не підкоряються нормальному розподілу, і малих вибірок, застосовувався непараметричний критерій Манна-Уїтні (U). Статистичну обробку проводили в пакеті Statistica 6.1.

РОЗДІЛ 3. ФОРМУВАННЯ РІЗНОМАНІТТЯ ЛІСОВИХ БІОГЕОЦЕНОЗІВ

3.1. Відношення дерев до світла і вологозабезпечення

Оцінка потреби рослин в світлі повинна проводитися окремо для особин різного віку, оскільки ці показники значно змінюються в онтогенезі. Фізіологами показано, що у листяних дерев товщина листя і висота їх паренхіми швидко наростає до певного віку, а потім сповільнюється. Максимальні значення вимірюваних величин відзначені у 50-80-річних дерев. Пропорційно товщині листа посилюється інтенсивність фотосинтезу. З віком співвідношення фотосинтезуючих і не фотосинтезуючих частин змінюється в бік збільшення дихаючих органів, які споживають енергію на дихання і транспорт. Комплекс цих змін відбивається на віковій мінливості екологічних потреб рослини. Емпірично встановлено зменшення тіншовитривалості дерев з віком. Експериментально це доведено лише для окремих видів: ялини і сосни. Таким чином, вікову мінливість відношення рослин до світла необхідно враховувати при вивченні лісових угруповань, організація яких багато в чому визначається специфікою відношенням дерев до світла на різних етапах онтогенезу [32, 33, 35].

Аналіз підходів до вивчення відношення рослин до світла показав, що критерієм тіншовитривалості на рівні організму може служити освітленість в точці компенсації на світловій кривій продуктивності, світлолюбності — освітленість в точці насичення, а ДПМ (діапазон продукційних можливостей) — розмах значень освітленості між цими точками. Однак отримання кривих продуктивності для всіх онтогенетичних станів кожного виду в різних умовах надзвичайно складне. У зв'язку з цим, в роботі знайдені прості і доступні при польових дослідженнях методи оцінки тіншовитривалості, світлолюбності і діапазонів продукційних можливостей видів. Так, в якості інтегрального показника відношення до світла обрані ознаки організмового рівня: середньорічний приріст біомаси (або продукція) і світловий мінімум підросту.

Світловий мінімум підросту відображає освітленість в точці компенсації на світловій кривій продуктивності організму [26, 29].

Темпи розвитку підросту під пологом лісу. Під темпами розвитку розуміється швидкість проходження початкових етапів онтогенезу. У всіх видів темпи розвитку під пологом лісу повільніше, ніж в розпліднику в умовах вільного росту. У розпліднику особини всіх видів до другого року життя перейшли в інший стан, а під пологом лісу при освітленості близько 1% від повної їх розвиток затримуються на кілька років в у стані. (табл. 3.1.).

Таблиця 3.1.

Середній вік та діапазон віку сублетальних особин під пологом лісу при світловому мінімумі на різних етапах онтогенезу, роках

Назва рослин	Онтогенетичний стан				
	j	im ₁	im ₂	v ₁	v ₂
Осика	1,55 (1-2)	5,35 (4-7)	8,76 (6-11)	10,33 (4-16)	15,28 (12-18)
Береза повисла	1,77 (1-2)	5,55 (4-7)	9,15 (6-12)	10,42 (9-12)	24,79 (22-28)
Верба козяча	1,96 (1-3)	6,06 (4-8)	9,14 (6-13)	13,71 (8-20)	18,06 (16-20)
Дуб черешчатий	3,94 (3-5)	6,83 (5,9)	11,84 (10-14)	18,04 (12-24)	27,55 (26-29)
Сосна звичайна	4,02 (3-5)	8,42 (7-10)	16,01 (9-22)	16,07 (14-18)	52,05 (42-62)
Ялина звичайна	4,33 (3-6)	8,31 (5-10)	19,22 (14-25)	40,65 (34-48)	67,43 (59-76)
В'яз шорсткий	5,59 (3-8)	8,64 (5-12)	11,53 (9-14)	16,33 (11-22)	23,02 (21-25)
Граб звичайний	5,57 (4-7)	15,27 (11-29)	15,86 (13-19)	18,89 (16-22)	28,01 (24-32)
Ясен звичайний	6,28 (5-7)	13,57 (10-17)	19,10 (15-23)	23,85 (20-28)	31,52 (26-37)
Клен звичайний	6,71 (4-9)	13,56 (7-17)	25,69 (19-32)	32,73 (28-37)	33,33 (32-35)
Клен татарський	6,80 (4-9)	13,53 (9-18)	16,78 (11-22)	34,92 (29-41)	-//-
Ліпа серцелиста	8,02 (6-10)	14,24 (10-18)	18,35 (15-21)	20,51 (17-24)	24,74 (24-25)
Клєн польовий	9,01 (5-13)	12,02 (9-18)	20,64 (18-24)	27,90 (23-32)	33,05 (30-36)

Порівняння тривалості перебування підросту в тому чи іншому онтогенетичному стані при різних режимах освітленості під пологом лісу виявило, що при більшій освітленості рослина швидше «проходить» окремі етапи онтогенезу.

Неоднозначна реакція підросту дерев на різну ступінь затінення, що виявляється в різноманітності шляхів онтогенезу, дозволяє йому накопичуватися під пологом лісу в різних онтогенетичних станах і очікувати поліпшення світлової обстановки [27].

Світлолюбність і особливості розвитку дерев на повному світлі

Під світлолюбністю розуміється верхня межа світлових і продукційних можливостей рослин. При розробці шкал світлолюбності в якості головної ознаки обраний середньорічний приріст біомаси, або продуктивність особин, які виростили в умовах вільного росту на розпліднику. Визначення статистично достовірних значень середньорічних приростів біомаси дало можливість побудувати ряди видів за спаданням світлолюбності для особин від j до g_j станів (табл. 3.2). Для g_2 особин ряд світлолюбності побудований на основі максимальних поточних приростів деревини в чистих посадках з використанням літературних даних. Середньорічний приріст біомаси особин і поточний приріст деревини характеризують верхню межу продукційних можливостей рослин, яка реалізується при 100% освітленості [28].

Нижче подана характеристика положення видів в онтогенетичних шкалах світлолюбності.

Клен гостролистий. В u і imi онтогенетичних станах для клена характерна найбільша ступінь світлолюбності, що проявляється у високих значеннях середньорічних приростів біомаси. Цьому сприяє велика маса і площа листя. Значна поглинаюча поверхня компенсує відносно невелику інтенсивність роботи фотосинтетичного апарату на суборганізмівому рівні: за значеннями ПЩЛ (питома щільність листка), нетто-асиміляції і інтенсивності фотосинтезу одиниці площі листа клен займає середнє положення. Однак, починаючи з imi стану, клен поступово поступається по

світлолюбності вербі, сосні, в'язу, осиці, березі і дубу, а потім в v і g станах — ясену, липі. Зрештою, клен гостролистий в рядах світлолюбності переміщається на одне з останніх місць [27, 28].

Таблиця 3.2

**Шкали світлолюбних дерев в різних онтогенетичних станах.
(Цифра перед рослиною – бал світлолюбності)**

Онтогенетичний стан					
Ювенільн і (j)	Іматурні першої підгрупи (im_1)	Іматурні другої підгрупи (im_2)	Віргільні першої підгрупи (v_1)	Молоді генеративні (g_1)	Середньові- кові та старі генеративні (g_2, g_3)
13. Клен звичайний	13. В'яз	13. Верба	13. Осика	13. Сосна	13. Ялина
12. Ясен	12. Клен звичайний	12. Сосна	12. В'яз	12. Осика	12. Сосна
11. Дуб	11. Ясен	11. Ялина	11. Ялина	11. Ялина	11. Дуб
10. В'яз	10. Береза	10. В'яз	10. Сосна	10. Береза	10. Береза
9. Ліпа	9. Дуб	9. Осика	9. Верба	9. В'яз	9. Ясен
8. Клен татарський	8. Сосна	8. Береза	8. Береза	8. Верба	8. Осика
7. Ялина	7. Ялина	7. Дуб	7. Дуб	7. Дуб	7. Ліпа
6. Сосна	6. Верба	6. Клен звичайний	6. Ясен	6. Ясен	6. Граб
5. Клен польовий	5. Ліпа	5. Ясен	5. Клен звичайний	5. Ліпа	5. В'яз
4. Граб	4. Граб	4. Ліпа	4. Граб	4. Граб	4. Клен звичайний
3. Береза	3. Осика	3. Граб	3. Ліпа	3. Клен звичайний	3. Клен польовий
2. Верба	2. Клен польовий	2. Клен польовий	2. Клен польовий	2. Клен польовий	2. Верба
1. Осика	1. Клен татарський	1. Клен татарський	1. Клен татарський	1. Клен татарський	1. Клен татарський

В'яз. В у онтогенетичному стані в'яз поступається першим місцем по світлолюбності клену гостролистому, ясену і дубу. Однак високий темп

накопичення біомаси дозволяє в'язу в *it-v* станах зайняти одне з перших місць в шкалах світлолюбності. Такий темп накопичення біомаси обумовлений двома особливостями в'яза: 1) швидким зростанням поверхні листя, так як в *j* стані істотна частина асимілянтів направляється на створення фотосинтезуючої маси; 2) в групі *it-v* особин, судячи за значеннями ПЩЛ, одиниця площі листа в'яза відрізняється найбільш високою інтенсивністю фотосинтезу.

Починаючи з *gt* стану, в'яз поступається положенням по світлолюбності спочатку сосні, осиці, ялині та березі, а потім — дубу, ясену, липі і грабу [27, 28].

Береза, осика, верба, сосна і ялина. Ця група видів по онтогенетичній мінливості світлолюбності подібна до в'яза. У перші роки життя через малий запас пластичних речовин в насінні вони розвивають відносно невеликий фотосинтетичний апарат: за площею і масою листя, ПЩЛ, інтенсивністю фотосинтезу і нетто-асиміляції їх саджанці поступаються іншим видам дерев і замикають ряд світлолюбності.

Однак уже в цей час вони направляють основний потік асимілянтів в листя (рис. 3.1). Ця обставина надзвичайно важлива для швидкозростаючих видів, оскільки забезпечує швидке накопичення біомаси.

Береза, осика, ялина і сосна зберігають відносно велику світлолюбність до кінця життя, а верба — тільки до *gi* стану. З дерев вербу в *g2* і *g3* станах по світлолюбності обганяють ялина, сосна, дуб, береза, ясен, липа і граб [27].

Шкали світлолюбності дерев в різних онтогенетичних станах. На початку кожної шкали розташовані найбільш світлолюбні види, в кінці — менш світлолюбні. Цифра перед назвою дерева — бал світлолюбності. Цікаво відзначити, що у 70-річної берези бородавчастої, що росте в лісовому співтоваристві, в будь-якій частині крони значення ПЩЛ коливаються від 780 до 980 мг-дм². Зазвичай така ПЩЛ властива особинам, які ростуть в дикій природі. Цей факт свідчить про відсутність у берези тіньового листя, що характерно для світлолюбних видів з ажурною кроною. У зв'язку з цим у

генеративної берези в деревостой швидко послаблюється фотосинтетична діяльність листя при їх затіненні підростаючим підростом [23, 28].

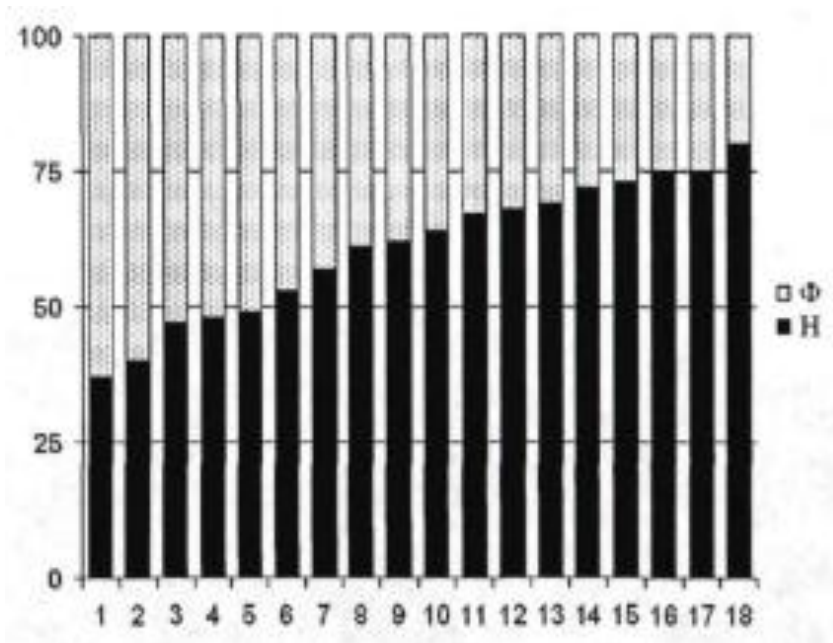


Рис. 3.1. Співвідношення маси фотосинтезуючих (Φ) и нефотосинтезуючих (Н) органів у саджанців першого року, вирощених в розпліднику

Види дерев: 1 - *Salix caprea*, 2 - *Populus tremula*, 3 - *Picea abies*, 4 - *Betula pendula*, 5 - *Pinus sylvestris*, 6 - *Betula pubescens*, 7 - *Alnus glutinosa*, 8 - *Carpinus betulus*, 9 - *Ulmus glabra*, 10 - *Acer campestre*, 11 - *Acer platanoides*, 12 - *Tilia cordata*, 13 - *Sorbus acuparia*, 14 - *Fraxinus excelsior*, 15 - *Acer tataricum*, 16 - *Malus sylvestris*, 17 - *Fagus sylvatica*, 18 - *Quercus robur*.

По осі ординат — доля в %, по осі абсцис — види дерев

Дуб. В у стані дуб по світлолюбності поступається тільки клену гостролистому та ясену. Однак в *it* стані по світлолюбності дуб спочатку починає переганяти в'яза і березау, а потім — вербу, сосну, ялину і осику. У цих видів істотно збільшується площа листя. Однак в *g2* стані дуб знову випереджає по світлолюбності березу, вербу, в'яза і осику [23].

Ясен. Онтогенетична мінливість світлолюбності цього виду подібна до такої ж у дуба. У перші роки ясен, як і дуб, поступається по світлолюбності

тільки клену гостролистому. Потім після деяких вікових зрушень він займає стійке положення поруч з дубом. Ясень і дуб подібні також за характером використання світла [27].

Липа, граб, клени польовий і татарський. У всіх онтогенетичних станах ці види відрізняються малою світлолюбністю. Загальна властивість видів цієї групи — низькі значення ПЩЛ, інтенсивності фотосинтезу і нетто-асиміляції. Розташування видів в цій сукупності постійно змінюється [28].

Повертаючись ще раз до зміни положення видів у рядах світлолюбності, можна виділити три групи видів з різними тенденціями зміни цієї властивості в онтогенезі. До першої групи належать види, які на початкових етапах онтогенезу характеризуються найбільшою світлолюбністю: клен гостролистий, ясень і в'яз. До другої групи належать види, які є аутсайдерами за світлолюбністю на початку життя і лідерами в більш пізньому віці: верба, береза, осика, сосна і ялина. Третя група представлена видами, відносна світлолюбність яких відрізняється постійністю: дуб, липа, граб, клени польовий і татарський [27].

Діапазон продукційних можливостей видів дерев.

Під продукційними можливостями (ДПМ) в роботі розуміються межі світлових можливостей рослини, в яких здійснюється продукційний процес. Середньорічний приріст біомаси особин, які виростили під пологом лісу і на світлі, різняться на порядки: наприклад, у особин клена гостролистого цей приріст в умовах пригнічення в 300 разів менше, ніж на повному світлі, у *imj* — в 270 разів, у *im2* — в 250 разів, а в *v* — в 240 разів. У зв'язку з цим для розрахунку діапазону продукційних можливостей видів замість вихідних значень приросту біомаси використовувалася сума балів тіньовитривалості і світлолюбності. Максимальний бал тіньовитривалості (13) присвоювався виду, у якого в більшій мірі виражена тіньовитривалість, мінімальний бал (1) отримували види з мінімальною тіньовитривалістю, інші види отримували проміжні бали. Аналогічним способом розраховувався бал світлолюбності.

Шкали діапазонів продукційних можливостей (ДПМ) дерев в різних онтогенетичних станах. На початку кожної шкали розташовані види з найбільш широким ДПМ, в кінці — з менш широким (табл. 3.3).

Таблиця 3.3

Діапазон продукційних можливостей дерев в різних онтогенетичних станах

Онтогенетичний стан				
Ювенільні (j)	Іматурні першої підгрупи (im ₁)	Іматурні другої підгрупи (im ₂)	Віргінільні першої підгрупи (v ₁)	Віргінільні другої підгрупи (v ₂) і молоде генеративне (g ₁)
26. Клен звичайний	25. Клен звичайний	23. В'яз шорсткий	21. В'яз шорсткий	20. Ялина звичайна
24. Ясен звичайний	23. В'яз шорсткий	19. Клен звичайний	20. Ялина звичайна	19. В'яз шорсткий
20. В'яз шорсткий	22. Ясен звичайний	19. Ялина звичайна	18. Клен звичайний	16. Клен звичайний
17. Ліпа серцелиста	14. Ліпа серцелиста	17. Верб козяча	16. Осика	16. Ліпа серцелиста
17. Клен татарський	14. Клен польовий	14. Ясен звичайний	14. Клен польовий	15. Осика
16. Клен польовий	14. Дуб черешчатий	14. Ліпа серцелиста	13. Верб козяча	14. Клен польовий
16. Дуб черешчатий	14. Ялина звичайна	14. Клен польовий	13. Ясен звичайний	14. Сосна звичайна
13. Ялина звичайна	12. Береза повисла	13. Сосна звичайна	13. Ліпа серцелиста	12. Верб козяча
11. Граб звичайний	10. Граб звичайний	12. Дуб черешчатий	12. Дуб черешчатий	12. Ясен звичайний
07. Сосна звичайна	10. Верб козяча	12. Осика	11. Сосна звичайна	12. Дуб черешчатий
06. Верб козяча	09. Клен татарський	10. Береза повисла	10. Береза повисла	12. Граб звичайний
05. Береза повисла	09. Сосна звичайна	09. Граб звичайний	10. Граб звичайний	12. Береза повисла
04. Осика	06. Осика	08. Клен татарський	09. Клен татарський	08. Клен татарський

Цифра перед назвою виду — бал ДПМ, отриманий сумою балів тіньовитривалості і світлолюбності та суми балів тіньовитривалості і світлолюбності у дерев на різних етапах розвитку дозволило розробити онтогенетичні шкали ДПМ видів. Вивчення стану видів в шкалах світлолюбності і тіньовитривалості показало, що у рослин немає вираженого зв'язку між цими властивостями [29].

Відношення дерев до вологозабезпечення. Вище було показано, що вивчення відношення дерев до світла дозволяє передбачити розміри «вікон» в полозі лісу, при яких можлива поява і розвиток підросту, а також його вихід в верхній ярус. У свою чергу розміщення підросту в межах «вікна» (парцели) не випадково, а залежить від розташування елементів вітрувально-грунтового комплексу (ВГК). Ці елементи відрізняються екологічними умовами, в тому числі вологістю субстрату.

Зміна екологічних факторів відбивається як на світлолюбності, так і на тіньовитривалості. Надзвичайно сильно мінливість умов позначається на однорічних сіянцях — найменш стійкою віковою групою в популяціях дерев. Коливання умов середовища — часта причина їх загибелі [29].

Вміст води в листку в стані насичення. Порівняння робіт фізіологів і екологів рослин показало, що вміст води в листках в стані насичення в меншій мірі залежить від коливань умов середовища. Можна вважати, що існує зворотна залежність між вмістом води в листках і ступенем ксероморфності рослин. Вміст води в листі в стані насичення вивчали у особин чотирьох онтогенетичних станів (*j*, *im*, *vug*) на розпліднику при повній освітленості і під пологом лісу.

Види дерев в *j* стані утворюють практично безперервний ряд по зростанню вмісту води в листі. Ряд ділиться на три групи. До першої відносяться види з відносно малим вмістом води в листі: сосна, ялина, дуб, граб та клени. Далі розташовані види з проміжним вмістом води в листі: ясен, липа і в'яз. До третьої групи належать осика, верба і береза, для яких

властиво значний вміст води в листках. У цьому ряду груп зростає вимогливість видів до вологозабезпечення (табл. 3.4) [29].

Таблиця 3.4

Кількість вологи в листках в стані насиченості в різних онтогенетичних станах

Онтогенетичний стан							
Ювенільні (j)		Іматурні (im)		Віргінільні (передгенеративні) (v)		Генеративні (g)	
Назва рослини	СН, %	Назва рослини	СН, %	Назва рослини	СН, %	Назва рослини	СН, %
Сосна	55,25	Сосна	53,14	Сосна	53,41	-//-	-//-
Ялина	59,91	Клен татарський	54,74	Клен звичайний	57,72	-//-	-//-
Клен татарський	61,52	Клен звичайний	59,03	Ялина	58,25	Граб	53,87
Дуб	61,57	Ялина	59,16	Клен польовий	58,45	Клен татарський	55,40
Граб	61,56	Клен польовий	59,27	Граб	59,13	Дуб	55,85
Клен звичайний	62,85	Дуб	59,86	Клен татарський	59,51	Клен звичайний	56,64
Клен польовий	67,54	Граб	61,94	Дуб	60,45	Осика	56,63
Ясен	68,24	В'яз	64,43	Осика	64,79	Береза	56,72
В'яз	69,85	Осика	65,04	Береза	66,08	В'яз	59,81
Ліпа	73,64	Береза	66,01	В'яз	66,47	Ліпа	60,02
Береза	75,73	Ясен	67,81	Ліпа	67,56	Клен польовий	62,23
Верба	77,02	Ліпа	71,22	Ясен	69,45	Ясен	63,62
Осика	82,55	-//-	-//-	-//-	-//-	-//-	-//-

Вміст води в листку в стані насичення (СН) в різних онтогенетичних станах на повному світлі в умовах вільного росту. На початку кожної онтогенетичної шкали розташовані найбільш ксероморфні види, в кінці — менш ксероморфні.

Вивчення онтогенетичної мінливості вмісту води в листі в стані насичення показало, що абсолютні значення цього показника в більшості випадків зменшуються з віком. Виявлена тенденція свідчить про посилення рис ксероморфності в структурі листа. Відносне положення видів у шкалах за вмістом води в листі в стані насичення змінюється в онтогенезі. За особливостями цієї мінливості виділяються чотири групи. Перша група — види, що проявляють найменші вимоги до вологозабезпечення на всіх етапах онтогенезу: дуб, граб, клен татарський, ялина і сосна. Друга група — види, які виявляють найбільші вимоги до води на всіх етапах онтогенезу: в'яз, липа і ясен. Третя група — види надзвичайно вимогливі до вологозабезпечення в у стані (верба, осика, береза), а з переходом в наступні онтогенетичні стани їх вимогливість до вологозабезпечення зменшується і наближається до такої у видів першої групи. Четверта група — види, що характеризуються відносно проміжними вимогами до вологозабезпечення V_j стані і щодо мінімальних вимог в наступних онтогенетичних станах: клени гостролистий і польовий.

Інтенсивність транспірації відображає ступінь економності видів у використанні води. Найбільш економно використовують вологу як види з відносно високим вмістом води в листі (липа), так і з малим (сосна, ялина, клени гостролистий і татарський, дуб). Найменш економно використовують вологу береза, верба, в'яз і осика (табл. 3.5). Звертає на себе увагу висока інтенсивність транспірації осики. Іншими словами, місця насіннєвого поновлення осики в лісових спільнотах досить забезпечені водою для реалізації високої транспірації [29].

Погіршення вологозабезпечення і особливості відношення рослин до світла. На повному світлі при погіршенні водопостачання у рослин скорочується транспіраційна поверхня, що дозволяє рослині більш економно використовувати вологу. Ці зміни призводять до зменшення приросту біомаси (продуктивності) рослини і, відповідно, його світлолюбності. Однак скорочення фотосинтезуючої поверхні змінює функціональний стан листа: зростає ПЩЛ і, як наслідок, збільшується інтенсивність фотосинтезу і нетто-

асиміляція. Зазначені зміни сприяють підтримці гомеостазу щодо водного і асиміляційного режимів рослини, що розширює можливості сіянців в заселенні різних середовищ існування (табл. 3.5) [26, 27, 28].

Таблиця 3.5

Показники відношення дерев до вологозабезпечення.

Перший рік. Розплідник.

Вид рослин	Інтенсивність транспірації, $\text{мг} \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ $M \pm m_M$	Дефіцит насиченості листків вологою, % $M \pm m_M$	Коефіцієнт реакції на полив	Відмирання сажанців після місячної засухи, %
Ялина звичайна	117±15,6	7±1,2	-//-	-//-
Дуб черешчатий	202±32,5	9±1,3	2,0	4
Клен татарський	143±31,1	8±0,6	8,1	13
Граб звичайний	227±14,0	5±1,2	4,1	7
Клен звичайний	197±42,2	11±1,1	2,5	15
Клен польовий	253±63,3	13±2,7	3,9	8
Ясен звичайний	217±54,4	15±1,5	2,4	9
В'яз шорсткий	367±53,3	14±2,6	4,2	15
Ліпа серцелиста	210±9,9	12±0,4	1,6	15
Верба козяча	412±55,0	17±1,2	6,8	50
Береза повисла	431±20,2	19±2,4	6,2	48
Сосна звичайна	113±13,5	24±1,4	-//-	-//-
Осика	981±42,0	23±4,7	7,0	50

Примітка Коефіцієнт реакції на полив розраховано за формулою: $M_l - M_b$, де M_l — біомаса особин при щоденному поливі, M_b — біомаса особин без поливу.

Згідно наших досліджень виходить, що з погіршенням вологозабезпечення зменшується світлолюбний рослин. В основі здатності рослин регулювати продуктивність при зміні умов середовища лежить відсутність жорсткої функціональної співвідпорядкованості між різними рівнями фотосинтетичного апарату. Про це свідчать розрахунки парних коефіцієнтів кореляції: сильна залежність виявлена між продуктивністю і

ознаками фотосинтетичного апарату організмового рівня (площею і масою листя), слабка — між продуктивністю і суборганізмівим ознаками (нетто-асиміляція і ПЩЛ) [29].

Світловий мінімум особин (% від повної освітленості) клена гостролистого і ясена в різних угрупованнях грабового лісу Поліського заповідника.

Визначення світлового мінімуму особин клена гостролистого і ясена в лісових угрупованнях, розташованих на схилах різної експозиції показало, що тіньовитривалість підросту нижче у відносно сухих угрупованнях (грабняково-осоково-тонконогові) і вище в більш вологих (грабняк яглицевий) (табл. 3.6).

Таблиця 3.6

Світловий мінімум клена звичайного та ясена звичайного

Назва рослин	Угруповання	
	Грабняк яглицевий (<i>Carpinus betulus</i> – <i>Aegopodia podagrarium</i>) на схилах північної експозиції, $M \pm m_M$	Грабняк осоково-тонконоговий (<i>Carpinus betulus</i> - <i>Carex pilosa</i> + <i>Poa nemoralis</i>) на схилах південної експозиції, $M \pm m_M$
Клен звичайний	0,28±0,016	0,31±0,017
Ясен звичайний	0,37±0,008	0,44±0,010

Розміщення підросту дерев в лісовому угрупованні в зв'язку з особливостями відношення до вологозабезпечення. Аналіз відношення дерев до вологозабезпечення дозволив виявити видоспецифічні особливості розміщення підросту. У вирівняних антропогенних лісах Поліського заповідника підріст дуба, граба, кленів гостролистого, польового і татарського, який відрізняється найменшою вимогливістю до вологозабезпечення, може приживатися в найбільш сухих місцях

проживання. Підріст ясена, в'яза та липи, який характеризується більшою вимогливістю до вологозабезпечення, вважає за краще приживатися в спільнотах з більшою вологістю: пролісникові (*Mercurialis perennis*), грабняки, які розміщені на північній експозиції схилів. Для реконструкції спільнот клімаксного типу важливо вивчити розміщення підросту за елементами ґрунтового покриву. Ці елементи відрізняються вологістю субстрату [23, 26, 30, 31].

За особливостями використання підростом елементів ґрунтового покриву виділяються три групи видів (табл. 3.7). Перша група сформована видами, молоді особини яких надзвичайно вимогливі до вологозабезпечення: верба, береза і осика. Їх насінне відновлення в полідомінантних широколистяних лісах Поліського заповідника приурочено виключно до стовбурів, які розкладаються. У грабових лісах Канівського заповідника в перші роки після утворення вивалів верба, береза і осика з'являються серед подушок моху на вивальних буграх.

Вологість субстрату перегниваючих стовбурів і мохових подушок рідко буває нижче 30% протягом усього вегетаційного сезону. У світлих березових лісах проростки верби та осики з'являються на оголених стінках западин, наповнених водою [29].

Приуроченість сіянців берези, верби та осики до найбільш вологих елементів ґрунтового покриву пов'язана з їх фізіологічними особливостями: високим вмістом води в листках, дефіцитом насичення листя водою і інтенсивністю транспірації (табл. 3.5).

До другої групи належать види з середньою вимогливістю до вологозабезпечення: ясен, в'яз, липа і клен гостролистий. У полідомінантних лісах насінне відновлення клена гостролистого пов'язано з ґрунтовим покривом, який не пошкоджений вивалами. Для липи поверхня, незаймана вивалами — єдине сприятливе місце для відновлення. Підріст ясена і в'яза часто приживається в западинах від вивалів, які навесні і в дощову літню пору залиті водою (табл. 3.7). Відомо, що ясен і в'яз витримують тривале

затоплення в порівнянні з іншими видами дерев. В'яз також успішно освоює перегниваючі стовбури, а ясен — поверхню, незайману вивалами [17, 38, 39].

Третя група представлена найменш вимогливими до вологозабезпечення видами: сосна, дуб, граб, клен татарський і ялина. Маршрутні спостереження показали, що вони частіше за інші види зустрічаються на елементах ґрунтового покриву, які сильно висушуються в посуху: граб і клен татарський — на викидах мишоподібних гризунів, дуб — на будівлях мурах і на кротовинах, сосна — на оголеному піщаному субстраті, а ялина — на піщаному субстраті, який затягнувся мохами.

Таблиця 3.7

Розподілення j і im підросту листяних дерев за елементами ґрунтового покриву

Назва рослини	Елементи повітряно-ґрунтових комплексів								Чисельність на 400 м ²
	Загниваючий стовбур		Горб від перегниваючого дерева		Впадина від вивалу дерева		Поверхня не порушена виваленням дерева		
	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%	
Ясен звичайний	66	15,5	96	22,5	162	37,9	101	23,7	428
В'яз шорсткий	42	44,5	15	16,0	35	36,2	3	3,2	93
Клен звичайний	13	2,7	261	52,4	49	10,1	174	34,9	501
Ліпа сердцелиста	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	38	100	38
Верба козяча	6	100,0	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	6
Береза повисла	8	100,0	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	8
Осика	10	100,0	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	10

Примітка. Абсолютна чисельність розрахована на 100 м

Приуроченість цих видів до найбільш сухих елементів ґрунтового покриву пов'язана з особливостями їх фізіологічного забезпечення: низькими значеннями вмісту води в листі, невеликим дефіцитом насичення листя водою і економним використанням вологи (табл. 3.5). Розглянуті приклади показують, що простежується зв'язок між відношенням підросту до вологозабезпечення і його розміщенням за елементами ґрунтового покриву [29].

3.2. Зоохорія і формування різноманіття лісових біогеоценозів

Тварини — активна частина біогеоценозів, яка визначає видовий склад рослинних угруповань за допомогою переміщення діаспор: насіння, плодів, вегетативних зачатків. Переміщення діаспор — основа популяційного життя видів і необхідна умова для формування фітоценозів. Характер і дальність переміщення діаспор зоохорних видів рослин визначається територіальним поведінкою тварин — агентів дисемінації [4, 13].

Нижче дані теоретичні положення, які взяті на озброєння в даній роботі. Ці положення сформульовані з урахуванням досвіду попередніх дослідників.

1. Для формування фітоценозів велике значення мають масове і помірне переміщення діаспор рослин тваринами, а для розширення площі проживання популяцій рослин — одиничне перенесення діаспор на далекі відстані.

2. Масове і помірне переміщення діаспор зоохорних видів рослин здійснюється в межах індивідуальних ділянок перебування тварин, а одиничне — по ходу далеких пересувань тварин: наприклад, кочівель і міграцій в пошуках їжі.

3. Діяльність масового і помірного переміщень діаспор зоохорних видів рослин можна оцінити через розміри індивідуальних ділянок перебування тварин, а одиничного — протяжністю кочівель або міграцій.

4. Роль зоохорії в житті популяцій і угруповань залежить від дальності переміщення діаспор рослин тваринами. Дальність може бути менше або більше розмірів угруповань. Якщо діаспори переміщуються в межах угруповання, то зоохорія сприяє збереженню популяцій всередині угруповання і підтримує видове різноманіття ценозу. Якщо діаспори переносяться за межі угруповання, то зоохорія забезпечує впровадження популяцій в інші угруповання і створює умови для зміни ценозів [21, 37].

В числі поширювачів діаспор рослин розглядаються такі тварини: лось (*Alces alces*), європейська косуля (*Capreolus capreolus*), білка звичайна (*Sciurus vulgaris*), полівка руда (*Clethrionomys glareolus*), лісова миша (*Apodemus sylvaticus*), глухар (*Tetrao urogallus*), сойка (*Garrulus glandarius*), гаїчка чорноголова (*P. palustris*) [21].

Для з'ясування особливостей харчової і територіальної поведінки тварин види рослин, що входять до складу кормів, поділені на 3 групи, які відповідають основним типам рослинності: лісові (неморальні і бореальні); болотні (трав'яно-болотні та прибережно-водні); лугові (волого- і сухолугові). Кількість життєздатних діаспор, які можуть пройти через травний тракт тварин, обчислювалася за даними про вміст діаспор в екскрементах. В 1 кг екскрементів травоядних тварин міститься від 500 до 2500 тис. життєздатного насіння. Відомо, що площа ділянки перебування тварини відрізняється складною конфігурацією. У зв'язку з цим в роботі всі розрахунки дальності переміщення діаспор тваринами будувалися на двох припущеннях: ділянка перебування тварини має форму кола; відстань, на яку тварина переносить діаспори рослин, відповідає радіусу ділянки її проживання.

Виділяють три способи зоохорії: ендозоохорія, синзоохорія і епізоохорія.

Ендозоохорія — поширення діаспор, які пройшли через травний тракт тварин, а потім викинулися з послідом. Синзоохорія — поширення діаспор, пов'язане з переміщенням їх тваринами з метою запасання або поїдання в

гніздах. Епізоохорія — поширення діаспор, які причепилися або прилипли до тіла тварин [13, 21].

Розглянемо харчову і територіальну поведінку видів тварин у зв'язку з їх можливостями в переміщенні насіння зоохорних видів рослин.

Їжу лося становлять понад 150 видів рослин. Річна маса посліду лося — 2200 кг. Екскременти можуть містити до 6 млн. живих діаспор. Добова ділянка перебування лося — від 30 до 300 га, а літньо-осіння — від 200 до 700 га. Ці дані дозволяють припустити, що дальність масового переміщення діаспор лосем становить до 1000 м, а помірного — до 1500 м [14].

До складу кормів глухаря входять діаспори більше 150 видів рослин. Розміри осінньої ділянки перебування — від 80 до 250 га, а літньо-осіннього — від 380 до 1660 га. Ці дані дозволяють припустити, що дальність масового переміщення діаспор глухарем становить до 900 м, а помірного — до 2300 м [16].

Білка харчується плодами і насінням переважно лісових рослин — 32 види. Розмір добової території білки — від 0,6 до 1,0 га, а літньо-осінньої ділянки — від 3,7 до 6,1 га. При цих показниках дальність масового переміщення насіння білкою становить до 60 м, а помірного — до 140 м. До складу кормів жовтогрудої миші входять насіння 38 видів рослин, більша частина — лісові. Протягом осіннього місяця одна миша запасає приблизно 140000 насінин соняшнику, або 18000 горіхів бука, або 2300 жолудів [15].

У харчуванні лісової миші відзначені насіння 28 видів рослин, переважна частина — лісові. При цьому за день миша може перетягнути до 8000 сім'янок і до 150 жолудів. Запаси в норах однієї миші досягають 20 кг. Розміри добових ділянок проживання у лісової миші — від 0,04 до 0,20 га, а літньо-осінніх — від 0,10 до 0,49 га. Виходячи з цих даних, дальність масового переміщення насіння лісовою мишею становить 25 м, а помірного — до 40 м [21].

До складу кормів рудої полівки входять плоди і насіння близько 30 видів в основному лісових рослин. Протягом осіннього місяця полівка

запасає 37000 насінин соняшнику, перетягуючи за день від 800 до 2000 шт. Цей звір на відміну від інших видів мишоподібних гризунів робить невеликі запаси — по 5-10 насіння. Розміри добових ділянок проживання рудої полівки — від 0,04 до 0,20 га, а літньо-осінніх — від 0,10 до 0,48 га. Це дає можливість припустити, що дальність масового переміщення насіння полівкою становить до 25 м, а помірною — до 40 м [21].

Сойка харчується насінням 41 видом рослин, більша частина яких відноситься до лісових. Вона поширює насіння в основному синзоохорним способом. Дальність масового переміщення насіння сойки становить близько 300 м, помірною — до 1000 м, а одиничного — до 6000 м [13].

Збираючи врожай, птахи далеко не відлучаються від місць заготівлі, але як тільки урожай закінчується, вони розширюють зону запасання до декількох сотень га. У неврожайні роки кедрівка може літати за насінням на відстань від 3 до 16 км. При цих показниках дальність масового переміщення діаспор птаха становить 220 м, помірною — близько 1000 м, а одиничного — до 16000 м [13].

Великий строкатий дятел харчується насінням переважно лісових рослин, які відносяться до 32 видів. Протягом зими і ранньої весни одна квочка збирає від 11000 до 16000 соснових шишок, які в сукупності містять від 300 до 450 тис. насінин. Дятел зазвичай споживає не більше 75% насіння, решта — розсіюються або розкидаються разом з шишками. Взимку, в сезон активного використання насіння хвойних в їжу, розміри індивідуальних ділянок складають від 2 до 7 га, а у весняно-літній час — від 7 до 13 га. Наведені відомості дозволяють припустити, що дальність масового переміщення діаспор дятлом становить до 150 м, а помірною — до 200 м [21].

До складу кормів повзика входять насіння і плоди не менше 17 видів рослин. Велика частина рослин — лісові. Види роду Повзик у вересні і жовтні з 1 га лісу збирають близько 3500 кедрових насінин, з яких 560 насінин ховають в підстилці або втрачають. Птах зазвичай ховає кожне

зернятко окремо; рідше влаштовує комірки, які вміщують від 15 до 150 кедрових насінин. У період енергійного запасання корму площа індивідуальної ділянки повзика — 1-3 га, а в решту часу — 18-35 га. Ці дані дозволяють припустити, що дальність масового переміщення насіння повзика становить до 100 м, а помірною — до 340 м [21].

До складу кормів буроголової гаїчки входять насіння і плоди 31 виду рослин. Істотна частина цих рослин — лісові, менша — лугові і болотні. За осінній день птах може запасти 700 насінин, а за місяць — близько 20000 насінин. В осінній період запасуюча діяльність гаїчки відзначена на площі від 0,5 до 1,2 га, а розмір літньо-осінньої ділянки становить від 5,0 до 10,5 га. При цих показниках масове переміщення насіння птахами здійснюється на відстань до 60 м, а помірною — до 180 м. Спостереження показали, що гаїчки ховали насіння в корі дерев, які розташовувалися на відстані 10-50 м від місць збирання корму. До складу кормів чорноголової гаїчки входять насіння і плоди 42 видів рослин, більша частина — лісові.

За осінній день птах запасує 570 насінин, а за осінній місяць — близько 17000 насінин. Восени запасуюча діяльність чорноголової гаїчки визначена на площі від 0,8 до 2,5 га, а розмір літньо-осінньої ділянки буває від 2,3 до 6,8 га. Наведені відомості дозволяють припустити, що дальність масового переміщення діаспор гаїчкою болотяною становить до 90 м, а помірною — до 150 м [21].

До складу кормів синиці чорної входять насіння і плоди не менше 21 виду рослин. Значна частина рослин — лісові. Птах ховає запаси корму переважно на тонких гілках верхньої частини крон дерев. За осінній день птах може запасти 210 насінин, а за місяць — близько 6000 насінин. В осінній період запасуюча діяльність синиці чорної здійснюється на площі від 0,4 до 0,6 га, а розмір літньо-осінньої ділянки становить 3,1 га. При цих показниках дальність масового переміщення насіння птахом здійснюється на відстань до 40 м, а помірною — до 100 м [21].

ВИСНОВКИ

1. Світлолюбність — верхня межа світлових і продукційних можливостей рослин, а тіньовитривалість — нижня. Між світлолюбністю і тіньовитривалістю немає однозначного зв'язку, що проявляється в різних діапазонах продукційних можливостей (ДПМ) видів. Відносини рослин до світла змінюються в онтогенезі неоднаковими темпами у різних видів. Це визначає переміщення видів в онтогенетичних рядах світлолюбності, тіньовитривалості і ДПМ.

2. Шкали тіньовитривалості дозволяють передбачити мінімальний розмір «вікон» в лісовому полозі, при якому особини можуть нормально розвиватися і пройти повний онтогенез. Шкали світлолюбності дають можливість передбачити популяційну поведінку видів при спільному простанні в «вікнах». Шкали ДПМ можна використовувати для виявлення набору світлових місць існування в умовах лісу, необхідних для приживання і розвитку дерев.

3. Вивчення відношення видів дерев до вологозабезпечення дозволяє передбачити розміщення молодого покоління дерев за елементами мозаїки ґрунтового покриву в клімаксих спільнотах. Аналіз екології дерев показав, що для підтримки видового різноманіття деревної синузії необхідні різні місцеперебування в лісі: від невеликих прогалин в запоні лісу до великих «вікон» з розвиненим вітрувально-ґрунтовим комплексом.

4. Втручання людини формує ліси, в яких утворюються «вікна» невеликих розмірів. У цих «вікнах» розвиваються тільки найбільш тіньовитривалі види. В результаті полідомінантні ліси змінюються на оліго- і монодомінантні.

5. Різноманітність видового складу і висока чисельність тварин з їх різнорозмірними індивідуальними ділянками забезпечують залучення максимально можливої кількості насіння і вегетативних зачатків рослин в потоки діаспор.

ПРАКТИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ

Лісгоспам: для покращення продуктивності лісових насаджень врахувати коефіцієнти на освітленість та вологозабезпечення при розробленні плану лісонасаджень.

Управлінню екології та природних ресурсів Житомирської обласної державної адміністрації: врахувати коефіцієнти на освітленість та вологозабезпечення при плануванні створення об'єктів ПЗФ.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Агрокліматичний довідник по Житомирській області. / за ред. В. І. Марков. К. : Держ. сільгосп. вид-во, 1959. 84 с.
2. Александрова В.Д. Классификация растительности : обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л. : Наука, 1969. 275 с.
3. Алексеев В.А. Световой режим леса. Л., 1975. 228 с.
4. Алексійчук О. М. Зоохорія і формування різноманіття лісових біогеоценозів. Екологія. Наука. Практика -2020: матеріали Всеукраїнської наук.-прак. Конф. Житомир: ЖНАЕУ, 2020. С. 3-6.
5. Ананьева Л.М. и др. Исследование светолюбия травянистых растений с помощью показателя УПЛ листьев. Биота основных геосистем центральной лесостепи. М., 1976. С. 83-90.
6. Ананьева Л.М. Кашкарова В.П. Количественная характеристика светолюбия некоторых травянистых растений центральной лесостепи. Биогеофиз. и мат. методы исслед. геосистем. М., 1978. С. 135-146.
7. Андриенко Т.Л. Клас Vaccinio-Piceetea : сосновые леса Украинского Полесья. Классификация растительности СССР с использованием флористических критериев. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1986. С. 112–120.
8. Андриенко Т.Л., Ю.Р. Шеляг-Сосонко. Растительный мир Украинского Полесья в аспекте его охраны. К. : Наукова думка, 1983. 216 с.
9. Андриенко Т.Л., Ю.Р. Шеляг-Сосонко. Флористическая и доминантная классификации болотной растительности Украинского Полесья. Ботан. журн., 1983. Т. 68. С. 361–369.
10. Андрієнко Т.Л., Балашов Л.С. Рослинність північної частини Житомирської області. Укр. ботан. журн., 1975. Т. 32. С. 153–159.
11. Андрієнко Т.Л. Рослинність Українського Полісся. Територіальний розподіл, динаміка, охорона : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук : спец. 03.00.05 “Ботаніка”. К., 1992. 46 с.

12. Барбарич А.І. Флора і рослинність Полісся Української РСР. Нариси про природу і сільське господарство Українського Полісся. К. : Вид-во Київського ун-ту, 1955. С. 269–321.
13. Башта А.Т. Роль орнітохорії в процесі лісовідтворення. Пріоритети орнітологічних досліджень. Львів, 2003. С. 95-97.
14. Биология и промысел лося. М., 1967. 336 с.
15. Богдаж О.М. Биология белки (*Schinius vulgaris* L.) на европейском северо-западе. Автореф. канд. дис. Л., 1988. 16 с.
16. Борщевский В.Г. Популяционная биология глухаря. Принципы структурной организации. М., 1993. 268 с.
17. Бурда Р.И. Антропогенная трансформация флоры. К. : Наукова думка, 1991. 168 с.
18. Быков Б.А. Геоботанический словарь. Алма-Ата, 1973. 216 с.
19. Вальтер Г. Общая геоботаника. М., 1982. 264 с.
20. Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. 2. Леса умеренной зоны. М., 1974. 423 с.
21. Владышевский Д.В. Экология лесных птиц и зверей (кормодобывание и его биоценотическое значение). Новосибирск, 1980. 264 с.
22. Воробйов Є.О. Сенчило Є.О. До питання класифікації екосистем Укр. фітоцен. збірник. Серія С. К. : Фітосоціоцентр, 2005. Вип. 23. С. 77–90.
23. Диденко Е.Г. Отношение к свету видов кустарников на разных этапах онтогенеза. Тр. междун. конф. по фитоцен. и систем, высших растений, посвященной 100-летию со дня рождения А.А. Уранова. М., 2001. С. 53-54.
24. Динамика ценопопуляций растений. М., 1985. 207 с.
25. Дідух Я.П. Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів / Я.П. К.: Наук. думка, 1994. 280 с.
26. Дылис Н.В. Основы биогеоценологии. М., 1978. 172 с.
27. Евстигнеев О.И. Особенности развития широколиственных

деревьев под пологом леса при различной освещенности. Бот. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1730-1736.

28. Евстигнеев О.И. Отношение лиственных деревьев к свету. Биол. науки. 1991. № 8. С. 20-29.

29. Евстигнеев О.И. Отношение лиственных деревьев к свету и водообеспеченности в связи со структурой леса. Лесоведение. 1996. № 6. С. 26-35.

30. Заугольнова Л.Б., Щербакова Е.Г. Характеристика некоторых экологических свойств степных, лугово-степных и луговых растений в пределах одного сообщества. Бюл. МОИП. 1985. Т. 90. Вып. 6. С. 111-121.

31. Никончук Є. В. Механізми стійкості лісових біогеоценозів. Екологія. Наука. Практика – 2020: матеріали Всеукраїнської наук.-прак. Конф. – Житомир: ЖНАЕУ, 2020. С. 88-91.

32. Никончук Є.В., Тимченко А.Ю., Алексейчук О.М., Світельський М.М. Еколого-біологічні особливості накопичення ефірної олії в кореневищах *Valeriana officinalis* L. при застосуванні мінеральних добрив: Біологічні дослідження – 2020: зб. Наук. пр. (XI Всеукраїнська науково-практична конференція з міжнародною участю). Житомир: Рута, 2020. С. 418-421.

33. Світельський М. М., Никончук Є. В., Тимченко А. Ю., Алексейчук О. М. Лісові біогеоценози та механізми підтримання їх біологічного різноманіття. Наукові читання: Збірник наукових праць. Житомир: ЖНАЕУ, 2020. С.: 59-62 с.

34. Смик Г. К. Нариси флори Овруцько-Словечанського кряжа. Укр. ботан. журн., 1965. С. 63–67.

35. Соломатіна В. Д., Світельський М. М., Никончук Є. В., Алексійчук О. М., Тимченко А. Ю. Бріоіндикація стану лісових екосистем Словечансько-Овруцького кряжу. III Всеукр. наук.-практ. конф. «Водні і наземні екосистеми та збереження їх біорізноманіття-2020»: Зб. наук праць. Житомир: Вид-во ЖНАЕУ, 2020. С. 152-154.

36. Соломаха В. А. Синтаксономія рослинності України. Третє наближення. К.: Фітосоціоцентр, 2008. 296 с.

37. Тимченко А. Ю. Роль діяльності тварин в підтриманні видового різноманіття лісових біогеоценозів. Екологія. Наука. Практика -2020: матеріали Всеукраїнської наук.-прак. Конф. Житомир: ЖНАЕУ, 2020. С. 141-144.

38. Хом'як І. В. Класифікація та антропогенна трансформація екосистем Словечансько-овруцького кряжу : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.16 "Екологія". Київ, 2010. 33 с.

39. Хом'як І. В. Бурлака В. А., Мустіпака Т. П. Фітоіндикаційна характеристика ступеня антропогенної трансформації екосистем. Вісник ЖНАЕУ, 2012. С. 16–20.

40. Хом'як І. В. Фітоіндикаційний аналіз ступеня трансформації екосистем Центрального Полісся. Питання біоіндикації та екології. 2012. Вип. 17, №1. С. 3–11.

41. Хом'як І.В., Якименко Т. Фітоіндикаційна характеристика антропогенної трансформації водноболотних угідь Центрального Полісся. Сучасні проблеми екології та геотехнологій. Житомир: Вид-во ЖДТУ, 2012. С. 78.

42. Чистякова А.А. Жизненные формы деревьев. Поливариантность онтогенеза деревьев. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М., 1989. С. 11-17.