



УДК 581.524.1

Віталітетна структура та її динаміка у *Quercus robur* на початкових етапах онтогенезу

В.М. Дегтярьов, В.Г. Скляр

Сумський національний аграрний університет, Суми, Україна

Наведено результати оцінювання віталітетної структури онтогенетичних субценопопуляцій ювенільних (j) та іматурних (im1 та im2) рослин *Quercus robur* L. у семи угрупованнях лісової рослинності Кролевецько-Глухівського геоботанічного району. Встановлено, що онтогенетичні субценопопуляції молодого покоління *Q. robur*, які формуються під наметом широколистяних лісів регіону, вирізняються високим рівнем різноманіття віталітетної структури та належністю до трьох якісних типів: процвітаючих, зрівноважених і депресивних. Перехід до кожного наступного етапу розвитку (від j до im1, а також від im1 до im2) супроводжується проявом у молодого покоління *Q. robur* віталітетної пластичності (тобто зміни величин індексу Q) та, відповідно, віталітетної мінливості (зміни частки особин різних класів віталітету). Кількісні та якісні аспекти реалізації віталітетної пластичності оцінено з опорою на оригінальний показник – індекс віталітетної динаміки (IVD). У *Q. robur* на початкових фазах онтогенезу негативні зміни віталітетної структури відбуваються частіше, ніж позитивні. Вони здебільшого супроводжуються зниженням «якісного» статусу когорт. Установлено факти щодо віталітетної структури онтогенетичних субценопопуляцій ювенільних та іматурних (im1 та im2) рослин, які об'єктивно свідчать про ускладненість формування у фітоценозах за участі *Q. robur* безперервного потоку поколінь цього виду, та, відповідно, забезпечення стійкого та довготривалого існування його ценопопуляцій.

Ключові слова: віталітет; онтогенетичний розвиток; індекс якості популяції; індекс віталітетної динаміки; Кролевецько-Глухівський геоботанічний район

Quercus robur vitality structure and its dynamics at the initial stages of ontogeny

V.M. Dehtiarov, V.G. Skliar

Sumy National Agrarian University, Sumy, Ukraine

We present the results of evaluation of vitality structure of ontogenetic subcenopopulations of juvenile and immature (im1 and im2) plants *Quercus robur* L. in seven aggregations of forest vegetation of Krolevets-Hlukhiv Geobotanical Region. It is found that ontogenetic subcenopopulations of *Q. robur* young generation, formed under canopy of deciduous forests of the region under study, are noted for high level of vitality structure diversity and for having three qualitative types: blooming, balanced and depressive ones. It is observed that dynamics of Q quality index values in ontogenetic subcenopopulations *Q. robur* in the aggregations under study fits three variants of changes. In the first one we can see stable decrease of Q quality index values in the line $j \rightarrow im1 \rightarrow im2$. Three of seven aggregations under study have dynamics of Q index values fitting the variant where increase of values takes place in the phase $j \rightarrow im1$, and their decrease occurs in the phase $im1 \rightarrow im2$. Q index values also decrease in the phase $j \rightarrow im1$ and their increase in the phase $im1 \rightarrow im2$ is established in three more phytocenoses. It is proved that change to every next phase of development (from j to im1, and also from im1 to im2) is accompanied by the appearance of vitality plasticity in *Q. robur* young generation (i.e. Q quality index value changes) and vitality variability (changes of share of individuals of various vitality classes), respectively. Quantitative as well as qualitative aspects of vitality plasticity realization are evaluated based on the original factor – index of vitality dynamics – IVD. It is found that at the initial stages of ontogenetic development negative changes of vitality structure in *Q. robur* happen more often than positive ones. Decrease in the individuals' vitality and worsening of vitality structure are mainly accompanied by the reduction of cohort quality status. Ascertained facts as for vitality structure of ontogenetic subcenopopulations of juvenile and immature (im1 and im2) plants fairly prove the complicated nature of formation of continuous flow of *Q. robur* generations in phytocenoses with the appearance of this species and assurance of stable and lasting existence of its cenopopulations, respectively. From the peculiarities of vitality structure and its dynamics, we assume that considerable transformation

of species composition of forest stands as a result of *Q. robur* reduction in their composition may happen in forests Tilieto (cordatae)–Acereto (platanoiditis)–Quercetum (roboris) stellariosum (holostea) and Quercetum (roboris) acereto (tatarici)–urticosum (dioicae) in the studied region in future.

Keywords: vitality; ontogenetic development; index of population quality; index of vitality dynamics; Krolivets-Hlukhiv Geobotanical Region

Вступ

У рослинному покриві Землі лісам належить провідна роль за зайнятою площею та значенням (Cramer, 1999; Filipovitch, 2001; Sheljag-Sosonko, 2001, 2003; Sytnuk, 2003; Stojko, 2006; Bobylyov et al., 2014). Властивості лісових фітоценозів, виконання ними еколого-стабілізувальних, соціологічних і господарських функцій суттєво залежать від видового складу лісотвірних видів (Poraduk, 1995), до яких належить і дуб звичайний (*Quercus robur* L.).

Q. robur – типowo європейський вид, поширений від Піренейського півострова до Уралу (Bukshytynov, 1959; Rysin, 1990; Brewer, 2002; Petit, 2002). Ліси, у яких цей вид домінує, зазвичай вирізняються високим біорізноманіттям, наявністю раритетних видів, що мають офіційний статус тих чи інших рангів охорони (міжнародного, державного чи регіонального), а також потужною середовищотвірною дією (Joshi et al., 1997).

Із середини XIX сторіччя, зокрема, внаслідок зростання антропогенного тиску на навколишнє середовище, розвитку глобальної екологічної кризи, збільшення обсягів заготівлі деревини *Q. robur* як господарсько цінної породи, у лісових угрупованнях за участі цього виду наочними стали негативні тенденції в динаміці стану, поширенні, стійкості (Thomas and Boza, 1984; Oleksyn and Przybył, 1987; Kaus et al., 1995; Burslern end Whitmore, 1999; Thomas, 2008). Невипадково у 2007 році *Q. robur* включено до «Червоного списку МСОП» (IUCN Red List) як вид, що нині є досить розповсюдженим, однак унаслідок зменшення чисельності потребує уважного ставлення, вивчення стану популяцій із метою їх збереження та недопущення втрати.

Одним із чинників, визначальних щодо забезпечення стійкого функціонування популяцій *Q. robur* та угруповань за його участі, є процес появи, росту та розвитку під наметом материнських деревостанів молодих рослин цього виду (Niinemets, 1998). У свою чергу, у будь-якій популяції успішність процесу колообігу поколінь зазвичай залежить від кількості та, особливо, – життєвості особин нової генерації (Smirnova et al., 1999; Schütz, 2002). При цьому у лісотвірних видів часто критичним етапом щодо формування безперервних потоків поколінь є проходження особинами початкових фаз онтогенезу, зокрема, ювенільної та іматурної. Рослини цих станів вельми чутливі до різних зовнішніх впливів, і, відповідно, рівень їх смертності, у тому числі через низьку життєвість, може істотно відбитися і на здатності популяцій до тривалого існування на зайнятій території (Chistjakova, 1987).

Для оцінки життєвості рослин деревних видів застосовують різні підходи, які досить часто базуються на характеристиці стану особин за 1–3 випадково обраними кількісними чи якісними ознаками. Як доводить досвід популяційних досліджень, у зазначеному аспекті доцільне інформативне застосування віталітетного аналізу (Suhoj,

1986; Bashtovoj, 1992; Panchenko 2005, 2007, 2009; Kovalenko, 2006; Kashin, 2009; Skljjar, 2015). Його теоретичні засади та алгоритм сформульовані Ю.А. Злобіним (Zlobin, 1989, 2009). Класичний віталітетний аналіз має на меті оцінку життєвості особин за декількома морфологічними показниками, попередньо встановленими завдяки застосуванню комплексу методів математичної статистики (точкового, кореляційного та факторного рішень), із подальшим з'ясуванням співвідношення в популяції кількості особин різного віталітету. Незважаючи на наявні наукові напрацювання, в аспекті віталітетного аналізу ще мало розроблене та апробоване питання щодо зміни рівня життєвості рослин в онтогенезі (Skljar, 2013).

З урахуванням екологічної, соціологічної та господарської цінності популяцій *Q. robur*, важливості забезпечення їх стійкого функціонування, а також ступеня вивченості питання, оцінка у цього виду віталітету рослин на різних етапах онтогенезу та визначення тенденцій у динаміці зазначеної характеристики у процесі їх росту та розвитку, є актуальною науковою проблемою. Її розроблення особливо значуще для регіонів, де ліси із *Q. robur* відіграють важливу роль у формуванні екологічного каркаса та функціонуванні лісгосподарського комплексу. В Україні до таких територій, зокрема, належить Кролевецько-Глухівський геоботанічний район (Andrijenko, 1977). Він розташований у межах північного сходу України та оточений такими геоботанічними районами: на північному заході – Новгородсіверсько-Понорницьким, на півночі – Шостківським, а на півдні – Конотопським, зі сходу майже по державному кордону з Російською Федерацією – Рильським, на заході – Олишівсько-Коропським. Лісові фітоценози, в основному представлені широколистяними угрупованнями, вкривають близько 11% території регіону. Однак площа лісів із домінуванням *Q. robur* кожного року стає меншою. Їх витісняють угруповання, в яких у деревостані переважають береза повисла (*Betula pendula* Roth.), клен гостролистий (*Acer platanoides* L.), ясен звичайний (*Fraxinus excelsior* L.) (Andrijenko, 2001).

Мета цієї статті – встановити у молодого покоління *Q. robur* ювенільного та іматурного станів, наявного під наметом лісових фітоценозів Кролевецько-Глухівського геоботанічного району, віталітетну структуру та характер її динаміки.

Матеріал і методи досліджень

В основу статті покладено результати досліджень, які здійснено в межах Кролевецько-Глухівського геоботанічного району з 2012 року. Фактичний матеріал отримано за результатами опису майже 120 облікових площ та обстеження семи угруповань лісової рослинності. Вивченням охоплено такі фітоценози: 1. Quercetum (roboris) convallariosum (majalis), 2. Quercetum (roboris)–Acereto (platanoiditis) aegopodiosum (podagrariae), 3. Tilieto (cordatae)–Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–aegopodiosum (po-

dagrarariae), 4. Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–dryopteridosum (filix–maris), 5. Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–convallariosum (majalis), 6. Tilieto (cordatae)–Acereto (platanoiditis)–Quercetum (roboris) stellariosum (holosteae), 7. Quercetum (roboris) acereto (tatarici)–urticosum (dioicae).

У дослідженні онтогенетичної структури ценопопуляції *Q. robur* використано загальноприйняті методичні підходи, відображені в наукових розробках О.В. Смирнкової, А.А. Чистякової, Л.Б. Заугольнкової (Smirnova et al., 1999) та інших. В особин *Q. robur* виділено такі онтогенетичні стани: проростки (р) – рослини без галузження, що сформувались із насіння в рік його проростання; ювенільний (j) – невеличкі за розміром рослини без галузження з листками ювенільного типу; іматурний (im) – особини, у яких наявні бічні пагони другого–п'ятого порядків, а діаметр стовбура не більше ніж удвічі перевищує діаметр бічних гілок; віргінільний (v) – особини, які мають характерну для дорослих рослин морфологічну структуру, однак ще не набули здатності до формування генеративних органів; генеративний (g) – дерева, які вступили у фазу генеративного розмноження та підтримують його протягом декількох років чи десятиліть; сенільний (s) – старі дерева, які втратили або втрачають здатність до генеративного розмноження та мають вторинну крону з листям чи хвоєю ювенільного типу. Серед іматурних рослин, додатково, виділялися особини станів im1 та im2. Особини im1 в основному розташовані у трав'янисто-чагарничковому ярусі, а im2 виходять із нього до ярусу підліску.

Кожну із трьох груп рослин (ювенільного, іматурного (im1 та im2) станів) розглядали як окрему онтогенетичну субценопопуляцію. У досліджуваних угрупованнях за випадковою системою відбирали 20–40 рослин *Q. robur* кожної із зазначених субценопопуляцій. У цих рослин, відповідно до загальноприйнятих підходів (Hunt, 1978; Zlobin, 1989), оцінено їх розмір. Морфометричний аналіз включав оцінку алометричних статичних і динамічних показників (фітомаси надземної частини, загальної фітомаси листків та одного листка, висоти особин, загальної площі листової поверхні та площі одного листка, кількості листків, кількості бічних пагонів, діаметра стебла, фотосинтетичного зусилля, відносного приросту та ін.).

Відповідно до вимог віталітетного аналізу, з опорою на три ключові морфологічні параметри у складі досліджуваних онтогенетичних субценопопуляцій виділено рослини трьох класів віталітету (високого – клас «а», проміжного – клас «б» і низького – клас «с») та встановлено частку рослин кожного із цих класів. З огляду на отримані результати розраховано індекс якості ($Q = \frac{1}{2} (a + b)$) та встановлено приналежність онтогенетичних субценопопуляцій до одного із трьох якісних типів: депресивного – Q змінюється від 0 до 0,166, врівноваженого – Q від 0,167 до 0,332 або процвітаючого – Q від 0,333 до 0,500.

Динаміку віталітетних показників оцінювали виходячи з теоретичного узагальнення щодо можливості вираженості у цих характеристик просторово-часової пластичності та просторово-часової мінливості. Перша з них проявляється зміною індексу якості певних популяцій (субценопопуляцій, когорт) за різними

місцезростаннями або у часі. Просторово-часова мінливість реалізується через зміну співвідношення у складі тих чи інших сукупностей рослин особин різних класів віталітету (а, b або с) (Skljар, 2013).

Кількісні та якісні аспекти реалізації віталітетної пластичності оцінювали з урахуванням оригінального показника – індексу віталітетної динаміки (IVD – index of vitality dynamics), що розраховували за формулою:

$$IVD = (Q_n - Q_p) / 0,166,$$

де Q_n – значення індексу якості субценопопуляції на наступному етапі розвитку, Q_p – значення індексу якості субценопопуляції на попередньому етапі розвитку, 0,166 – величина індексу якості, на рівні якої відбувається перехід популяції з одного якісного типу в наступний. За $IVD = 0$ у субценопопуляції зміни індексу якості Q за етапами розвитку відсутні. Якщо IVD (за модулем) менше 1 – зміни незначні. Якщо IVD (за модулем) перебуває в межах від 1 до 2 – зміни суттєві. Якщо IVD (за модулем) більший 2 – зміни значні. За від'ємних значень IVD відбувається погіршення стану субценопопуляції, за позитивних – поліпшення.

У процесі аналізу динаміки віталітетних показників за етапами розвитку оцінювали і те, супроводжуються ці зміни «виходом» онтогенетичних субценопопуляцій із діапазону показників певного якісного типу (наприклад, їх переходом із категорії врівноважених у категорію депресивних) чи ні.

Результати та їх обговорення

В особин *Q. robur* до морфопараметрів, які визначають рівень їх віталітету, належать висота, фітомаса надземної частини та загальна площа листової поверхні. Віталітетна структура онтогенетичних субценопопуляцій ювенільних та іматурних (im1 та im2) рослин була з'ясована ґрунтуючись саме на цих розмірних характеристиках. Досліджувані фітоценози характеризуються суттєвими відмінностями віталітетної структури молодого покоління *Q. robur* (табл. 1). Онтогенетичні субценопопуляції ювенільних рослин або процвітаючі, або врівноважені. До першого якісного типу належать субценопопуляції з угруповань *Quercetum (roboris) convallariosum (majalis)* ($Q = 0,500$), *Tilieto (cordatae)–Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–aegopodiosum (podagrariae)* ($Q = 0,361$), *Quercetum (roboris)–Acereto (platanoiditis) aegopodiosum (podagrariae)* ($Q = 0,357$). До другого – із *Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–convallariosum (majalis)* ($Q = 0,281$), *Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–dryopteridosum (filix–maris)* ($Q = 0,250$), *Tilieto (cordatae)–Acereto (platanoiditis)–Quercetum (roboris) stellariosum (holosteae)* ($Q = 0,250$), *Quercetum (roboris) acereto (tatarici)–urticosum (dioicae)* ($Q = 0,220$).

Онтогенетичні субценопопуляції іматурних рослин першої групи (im1) за віталітетною структурою репрезентують всі три якісні типи. Процвітають субценопопуляції з угруповань *Quercetum (roboris)–Acereto (platanoiditis) aegopodiosum (podagrariae)* ($Q = 0,367$) та *Tilieto (cordatae)–Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–aegopodiosum (podagrariae)* ($Q = 0,363$), врівноважені – із фітоценозів *Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–dryopteridosum (filix–maris)* ($Q = 0,306$), *Quercetum (roboris) convallariosum*

(majalis) ($Q = 0,267$), *Tilieto (cordatae)*–*Acereto (platanoiditis)*–*Quercetum (roboris) stellariosum (holosteae)* ($Q = 0,211$), *Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)*–*convallariosum (majalis)* ($Q = 0,193$). Одна субценопопуляція (з угруповання *Quercetum (roboris) acereto (tatarici)*–*urticosum (dioicae)*) є депресивною ($Q = 0,105$).

Онтогенетичні субценопопуляції іматурних рослин другої групи (im_2) також належать до трьох якісних типів. Процвітає субценопопуляція з угруповання *Quercetum (roboris) convallariosum (majalis)* ($Q = 0,400$), врівноважена – з угруповань *Quercetum (roboris)*–*Acereto (platanoiditis)*

aegopodiosum (podagrariae) ($Q = 0,311$), *Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)*–*convallariosum (majalis)* ($Q = 0,304$), *Tilieto (cordatae)*–*Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)*–*aegopodiosum (podagrariae)* ($Q = 0,250$), *Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)*–*dryopteridosum (filix-maris)* ($Q = 0,227$). Дві субценопопуляції (з угруповань *Tilieto (cordatae)*–*Acereto (platanoiditis)*–*Quercetum (roboris) stellariosum (holosteae)*) та *Quercetum (roboris) acereto (tatarici)*–*urticosum (dioicae)*) є депресивними та, відповідно, мають значення індексу якості Q на рівні 0,139 і 0,136.

Таблиця 1

Віталітетна структура молодого покоління *Q. robur* у різних лісових фітоценозах Крелевецько-Глухівського геоботанічного району

Угруповання	Онтогенетичні субценопопуляції різних етапів розвитку								
	j			im ₁			im ₂		
	клас а	клас b	клас с	клас а	клас b	клас с	клас а	клас b	клас с
<i>Quercetum (roboris) convallariosum (majalis)</i>	0,000	1,000	0,000	0,333	0,200	0,467	0,200	0,600	0,200
<i>Quercetum (roboris)</i> – <i>Acereto (platanoiditis)</i> <i>aegopodiosum (podagrariae)</i>	0,429	0,285	0,286	0,667	0,067	0,266	0,375	0,250	0,375
<i>Tilieto (cordatae)</i> – <i>Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)</i> – <i>aegopodiosum (podagrariae)</i>	0,555	0,167	0,278	0,546	0,182	0,272	0,375	0,125	0,500
<i>Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)</i> – <i>dryopteridosum (filix-maris)</i>	0,500	0,000	0,500	0,611	0,000	0,389	0,455	0,000	0,545
<i>Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)</i> – <i>convallariosum (majalis)</i>	0,500	0,063	0,437	0,385	0,00	0,615	0,522	0,087	0,391
<i>Tilieto (cordatae)</i> – <i>Acereto (platanoiditis)</i> – <i>Quercetum (roboris) stellariosum (holosteae)</i>	0,500	0,000	0,500	0,421	0,000	0,579	0,277	0,000	0,723
<i>Quercetum (roboris) acereto (tatarici)</i> – <i>urticosum (dioicae)</i>	0,440	0,000	0,560	0,211	0,000	0,789	0,273	0,000	0,727

Процвітаючі онтогенетичні субценопопуляції вирізняються переважанням у їх складі сумарної частки рослин класів а та b віталітету, частка яких у деяких угрупованнях (наприклад, *Quercetum (roboris) convallariosum (majalis)*) сягає максимального показника – 1,0 або є близькою до нього. У депресивних субценопопуляціях найбільшою є частка рослин класу с віталітету, яка у низці фітоценозів (*Tilieto (cordatae)*–*Acereto (platanoiditis)*–*Quercetum (roboris) stellariosum (holosteae)*, *Quercetum (roboris) acereto (tatarici)*–*urticosum (dioicae)*) становить близько 72–79%.

Загалом у Крелевецько-Глухівському геоботанічному районі при переході від наймолодших (j) до старших онтогенетичних субценопопуляцій (im_2) має місце досить чітко виражена тенденція до збільшення представленості субценопопуляцій категорії «депресивні». Крім того, відбувається зменшення індексу якості Q : у ювенільних онтогенетичних субценопопуляцій значення цього показника варіюють у межах 0,22–0,50, а в іматурних другої групи – 0,136–0,400.

Зміни індексу якості Q в онтогенетичних субценопопуляціях *Q. robur* у кожному з досліджуваних угруповань проілюстровано на рисунку. Загалом динаміка значень цього показника відповідає трьом варіантам трендів.

Перший варіант динаміки показників. В ряду $j \rightarrow im_1 \rightarrow im_2$ відбувається стійке зниження індексу якості Q . Це характерно для угруповання *Tilieto (cordatae)*–*Acereto (platanoiditis)*–*Quercetum (roboris) stellariosum (holosteae)*. У цьому угрупованні зменшення показників на етапі $j \rightarrow im_1$ незначне ($IVD = -0,238$) і не супроводжується «виходом» субценопопуляції з діапазону показників якісного типу врівноважених. На етапі $im_1 \rightarrow im_2$ зменшення

індексу якості також незначне ($IVD = -0,837$), однак воно спричинює перехід досліджуваних сукупностей рослин із категорії врівноважених до категорії депресивних (табл. 2).

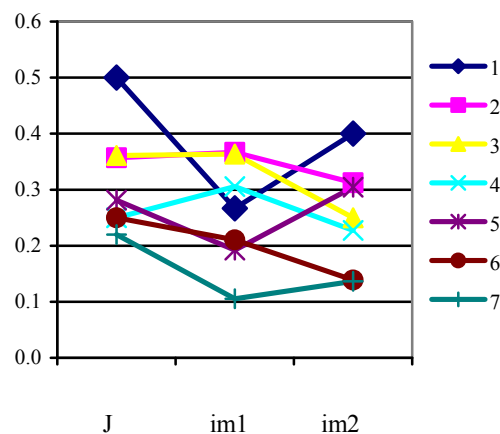


Рис. Зміна індексу якості в онтогенетичних субценопопуляціях *Quercus robur* за етапами розвитку: нумерація фітоценозів відповідає наведеній у таблиці 2

Другий варіант динаміки показників. На етапі $j \rightarrow im_1$ має місце збільшення значень індексу Q , а на етапі $im_1 \rightarrow im_2$ – їх зменшення. Ця модель реалізується в угрупованнях *Quercetum (roboris)*–*Acereto (platanoiditis)* *aegopodiosum (podagrariae)*, *Tilieto (cordatae)*–*Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)*–*aegopodiosum (podagrariae)*, *Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)*–*dryopteridosum (filix-maris)*. Зростання значень Q на етапі $j \rightarrow im_1$ загалом незначне ($IVD = 0,015 - 0,335$). В угрупованнях

Quercetum (roboris)–Acereto (platanoiditis) aegopodiosum (podagrariae), Tilieto (cordatae)–Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–aegopodiosum (podagrariae) воно відбувається у межах одного якісного типу «процвітаючих», тоді як в Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–dryopteridosum (filix–maris) сприяє переходу субценопуляції із категорії врівноважених до процвітаючих. На етапі im1 → m2 в усіх трьох фітоценозах зменшення індексу якості Q при величинах IVD від –0,684 до –0,327 супроводжується переходом онтогенетичних субценопуляцій із процвітаючих до врівноважених.

Третій варіант динаміки показників. На етапі j → im1 має місце зменшення індексу Q, а на етапі im1 → im2 – його збільшення. Ця модель реалізується в угрупованнях Quercetum (roboris) convallariosum (majalis), Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–convallariosum (majalis), Quercetum (roboris) acereto (tatarici)–urticosum

(dioicae). У першому з них на етапі j → im1 зменшення суттєве (IVD = –1,405) і має наслідком перехід субценопуляцій із категорії процвітаючих до врівноважених. У двох інших фітоценозах зменшення незначне (IVD становить –0,536 та –0,691). В угрупованні Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–convallariosum (majalis) воно відбувається в межах одного якісного типу врівноважених, а в Quercetum (roboris) acereto (tatarici)–urticosum (dioicae) супроводжується переходом із категорії врівноважених до депресивних. На етапі im1 → im2 збільшення індексу якості незначне (IVD варіює в межах від 0,187 до 0,803). У фітоценозі Quercetum (roboris) convallariosum (majalis) це зумовлює набуття онтогенетичною субценопуляцією статусу процвітаючої. В угрупованнях Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–convallariosum (majalis) та Quercetum (roboris) acereto (tatarici)–urticosum (dioicae) субценопуляції не змінюють свого якісного статусу.

Таблиця 2

Значення індексу віталітетної динаміки (IVD) та зміна якісного типу в онтогенетичних субценопуляції *Quercus robur* у досліджуваних угрупованнях

№	Угруповання	Перехід за етапами природного відновлення	
		J → im1	im1 → im2
1	Quercetum (roboris) convallariosum (majalis)	–1,405 П → В	0,803 В → П
2	Quercetum (roboris)–Acereto (platanoiditis) aegopodiosum (podagrariae)	0,058 П – П	–0,327 П → В
3	Tilieto (cordatae)–Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–aegopodiosum (podagrariae)	0,015 П – П	–0,684 П → В
4	Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–dryopteridosum (filix–maris)	0,335 В → П	–0,472 П → В
5	Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–convallariosum (majalis)	–0,536 В – В	0,675 В – В
6	Tilieto (cordatae)–Acereto (platanoiditis)–Quercetum (roboris) stellarium (holostea)	–0,238 В – В	–0,837 В → Д
7	Quercetum (roboris) Acereto (tatarici)–urticosum (dioicae)	–0,691 В → Д	0,187 Д – Д

Примітки: у таблиці в першому рядку наведено значення індексу віталітетної динаміки (IVD), у другому – дані про зміну якісного типу когорти; літерами позначено: Д – депресивна когорта, В – врівноважена, П – процвітаюча.

Загалом, у Кролевецько-Глухівському геоботанічному районі у молодого покоління *Q. robur* на етапах онтогенетичного розвитку негативні зміни віталітетної структури проявляються частіше, ніж позитивні. При цьому значення індексу IVD в основному варіюють від –0,837 до –0,238. Зменшення життєвості особин та погіршення віталітетної структури здебільшого супроводжуються переходом онтогенетичних субценопуляцій з одного якісного типу в інший (із процвітаючих до врівноважених або з врівноважених до депресивних).

Висновки

Онтогенетичні субценопуляції молодого покоління *Q. robur*, які формуються під наметом широколистяних лісів Кролевецько-Глухівського геоботанічного району, вирізняються високим рівнем різноманіття віталітетної структури та належністю до всіх трьох виділених Ю.А. Злобіним якісних типів: процвітаючих, врівноважених і депресивних. Від наймолодших (j) до старших онтогенетичних субценопуляцій (im2) має місце досить чітко виражена

тенденція до збільшення представленості субценопуляцій категорії «депресивні».

Перехід до кожного наступного етапу розвитку (від j до im1, а також від im1 до im2) супроводжується проявом у молодого покоління *Q. robur* віталітетної пластичності (тобто зміни індексу якості Q) та, відповідно, віталітетної мінливості (зміни частки особин різних класів віталітету). Динаміка значень індексу Q в онтогенетичних субценопуляції *Q. robur* у досліджуваних угрупованнях відповідає трьом варіантам змін. Їх аналіз доповнено визначенням оригінального індексу IVD: негативні зміни віталітетної структури проявляються частіше, ніж позитивні. У разі погіршення віталітетної структури здебільшого відбувається зниження якісного статусу когорти.

Віталітетна структура онтогенетичних субценопуляцій ювенільних та іматурних (im1 та im2) рослин об'єктивно свідчить про ускладнення формування у фітоценозах за участі *Q. robur* безперервного потоку поколінь цього виду, та, відповідно, забезпечення стійкого та тривалого існування його ценопуляцій. Виходячи з особливостей віталітетної структури та її динаміки, вважаємо, що у майбутньому у досліджу-

ваному регіоні суттєва трансформація видового складу деревостанів внаслідок зменшення представленості у їх складі *Q. robur* можлива в угрупованнях Tilieto (cordatae)–Acereto (platanoiditis)–Quercetum (roboris) stellariosum (holosteae) та Quercetum (roboris) acereto (tatarici)–urticosum (dioicae).

Бібліографічні посилання

- Andrijenko, T.L. (ed.), 2001. Zapovidni skarby Sumshhyny [Reserved treasures of Sumy region]. Dzhherelo, Sumy (in Ukrainian).
- Andrijenko, T.L., Bilyk, G.I., Bradis, J.M., Golubec, M.A., Mahajeva, L.V., Rubalov, M.I., Tkachenko, V.S., Sheljag-Sosonko, J.R., 1977. Geobotanichne rajonuvannja Ukrai'n's'koi' RSR [Geobotanical division into districts of Ukrainian SSR]. Naukova dumka, Kyiv (in Ukrainian).
- Bashtovoj, N.G., 1992. Cenopopuljacija travjanistyh rastenij shirokolistvennyh lesov v uslovijah rekreacionnyh nagruzok [Cenopopulations herbaceous plants deciduous forests in the conditions recreational loads]. Sumy (in Ukrainian).
- Bobyliov, Y.P., Brygadyrenko, V.V., Bulakhov, V.L., Gaichenko, V.A., Gasso, V.Y., Didukh, Y.P., Ivashov, A.V., Kucheriavyi, V.P., Maliovanyi, M.S., Mytsyk, L.P., Pakhomov, O.Y., Tsaryk, I.V., Shabanov, D.A., 2014. Ekologija [Ecology]. Folio, Kharkiv (in Ukrainian).
- Brewer, S., Cheddadi, R., L.Beaulien, J., Reilly, M., 2002. The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecol. Manag.* 156, 27–48.
- Bukshtynov, A.D., 1959. Lesnye resursy SSSR i mira [Forest resources of the USSR and the world]. Izd-vo Ministerstva Sel'skogo Hozjajstva SSSR, Moscow (in Russian).
- Burslem, D.F.R.P., Whitmore, T.C., 1999. Species diversity, susceptibility to disturbance and tree population dynamics in tropical rainforest. *J. Veg. Sci.* 10, 767–776.
- Chistjakova, A.A., 1987. Polivariantnost' ontogeneza i typy povedenija derev'ev shirokolistvennyh lesov [Polyalternative-ness ontogeny and types of behavior trees of deciduous forests]. Populjacionnaja Jekologija Rastenij. Nauka, Moscow. 39–43 (in Russian).
- Cramer, W., Whittaker, R., 1999. Changing the surface of our planet – results from studies of the global ecosystem. *Global Ecol. Biogeogr.* 8(5), 363–365.
- Filipovitch, L., Lazarova, M., 2001. Composition and trends in the development of vegetation in the Western Rhodopes (Southwest Bulgaria) during the late-Glacial and Holocene. *Phytol. Balcan.* 7(2), 167–180.
- Hunt, R., 1982. Plant growth curves: The functional approach to plant growth analysis. Edward Arnold, London.
- Joshi, N.V., Suresh, H.S., Dattaraja, H.S., Sukumar, R., 1997. The spatial organization of plant communities in a deciduous forest: A computational – geometry – based analysis. *J. Indian Inst. Sci.* 77, 365–374.
- Kashin, A.S., Zhulidova, T.V. (ed.), 2009. Sostjanie cenopopuljacij *Antennaria dioica* (L.) Gaerth. v Saratovskoj oblasti [State of *Antennaria dioica* (L.) Gaerth. cenopopulations in the Saratov region]. Povolzhskij Jekologicheskij Zhurnal 3, 195–209 (in Russian).
- Kaus, A., Schmitt, V., Simon, A., Wild, A., 1995. Microscopical and mycological investigations on wood of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) relative to the occurrence of oak decline. *J. Plant Physiol.* 148, 302–308.
- Kovalenko, I.M., 2006. Struktura populjacij dominantiv trav'jano-chagarmychkovogo jarusu v lisovyh fitocenoazah Desnjans'ko-Staroguts'kogo nacional'nogo pryrodnogo parku. Vitalitetna struktura [The structure of the dominant populations of herb-layer in forest phytocenosis of Desnian-sko-Starogutsky National Park. Vitality structure]. *Ukr. Botan. Zhurn.* 63(3), 376–386 (in Ukrainian).
- Niinemets, U., 1998. Growth of young trees of *Acer platanoides* and *Quercus robur* along a gap-understory continuum: Interrelationships between allometry, biomass partitioning, nitrogen, and shade tolerances. *Int. J. Plant Sci.* 159(2), 318–330.
- Oleksyn, J., Przybył, K., 1987. Oak decline in the Soviet Union – scale and hypotheses. *Eur. J. Forest Pathol.* 17, 321–336.
- Panchenko, S.M., 2005. Vikova ta vitalitetna struktura populjacij *Diphasiastrum complanatum* s.l. u NPP «Desnjans'ko-Staroguts'kyj» [Age and vitality structure of *Diphasiastrum complanatum* s.l. populations in the NNP "Desnjansko-Starogutsky"]. *Ukr. Botan. Zhurn.* 62 (5), 698–706 (in Ukrainian).
- Panchenko, S.M., 2007. Populjacija *Goodyera repens* (L.) R. Br u Nacional'nomu Parku «Desnjans'ko-Staroguts'kyj» [Populations of *Goodyera repens* (L.) R. Br in National Park "Desnjansko-Starogutsky"]. *Ukr. Botan. Zhurn.* 64(4), 526–533 (in Ukrainian).
- Panchenko, S.M., 2009. Cenopopuljacija *Chelidonium majus* L. v lisah Novgorod-Sivers'kogo Polissja [Cenopopulations of *Chelidonium majus* L. in forests of the Novgorod-Seversky Polesye]. *Ukr. Botan. Zhurn.* 66(4), 518–528 (in Ukrainian).
- Petit, R.J., Brewer, S., Borda'cs, S., Burg, K., Cheddadi, R., Coart, E., Cottrell, J., Csaikl, U.M., van Dam, B., Deans, J.D., Espinel, S., Fineschi, S., Finkeldey, R., Glaz, I., Goechea, P.G., Jensen, J.S., Konig, A.O., Lowe, A.J., Madsen, S.F., Matyas, G., Munro, R.C., Popescu, F., Slade, D., Tabbener, H., de Vries, S.G.M., Ziegenhagen, B., de Beaulieu, J.-L., Kremer A. 2002. Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecol. Manag.* 156(1), 49–74.
- Popadyuk, R., Smirnova, O., Evstignejev, O., Yanitskaya, T., Chumatchenko, S., Zaugolnova, L., Korotkov, V., Chistyakova, A., Khanina, L., Komarov, A., 1995. Current state of broad-leaved forests in Russia, Belorussia, Ukraine: Historical development, biodiversity, structure and dynamic. PRC RAS, Pushchino.
- Rysin, L.P., 1990. Dub obyknovennyj [Pedunculate oak]. Biologicheskaja flora Moskovskoj oblasti, Izd-vo MGU, Moscow. 102–131 (in Russian).
- Schütz, J.-P., 2002. Polyvalentner Waldbau. Skript zur Vorlesung Waldbau IV. Professur Waldbau, ETH-Zentrum. Zürich.
- Sheljag-Sosonko, J.R., 2001. Lisy Ukrai'ny: Bioriznomanitnist' ta zbrezhennja [Forests of Ukraine: Biodiversity and preservation]. *Ukr. Botan. Zhurn.* 58(5), 519–529 (in Ukrainian).
- Sheljag-Sosonko, J.R., 2003. Ekologichne ta social'ne znachennja lisiv [Environmental and social significance of forests]. Menedzhment Ohoronnyh Lisiv Ukrai'ny. Fytosocyoctr, Kyiv. 10–23 (in Ukrainian).
- Sklyar, V.G., 2013. Dynamika vitalitetnyh parametriv lisoutvorjuval'nyh vydiv Novgorod-Sivers'kogo Polissja: Teoretychni zasady ta sposoby ocinky [Dynamics vitality parameters forest-forming species of the Novgorod-Seversky Polesye: Theoretical principles and methods of evaluation]. *Ukr. Botan. Zhurn.* 70(5), 624–630 (in Ukrainian).
- Sklyar, V.G., 2015. Pryrodne vidnovlennja jak mehanizm zabezpechennja funkcionuvannja lisovyh fitocenziv Livoberezhnogo Polissja Ukrai'ny (populjacionni ta ekologo-cenotychni aspekty) [Natural regrowth as a mechanism for ensuring of functioning of forest phytocenosis on Left bank Ukraine Polissya (population and eco-coenotic aspects)]. In-t Botaniky im. M.G. Holodnogo, Kyiv (in Ukrainian).
- Smirnova, O.V., Chistyakova, A.A., Zaugolnova, L.B., 1999. Ontogeny of a tree. *Botan. Zh.* 84(12), 8–20.
- Stojko, S.M., 2006. Pralisy jak ekologichni modeli dlja renaturalizacii' vtorynyh fitocenziv [Virgin forests as ecological

- model for renaturalization secondary plant phytocenoses]. Ukr. Botan. Zhurn. 3, 358–368 (in Ukrainian).
- Suhaj, I.B., 1986. Differenciacija cenopopuljacij rastenij v shirokolistvennyh lesah Srednerusskoj vozvyshehnosti (Ukrainskaja SSR) [Differentiation cenopopulations of plants in deciduous forests the Central Russian Upland (Ukrainian SSR)]. Sumy (in Ukrainian).
- Sytnyk, K.M., 2003. Zberezhennja ta vidtvorennja lisovyh bagatstv Ukraïny [The preservation and reproduction of forest resources Ukraine]. Ukr. Botan. Zhurn. 60(1), 3–5 (in Ukrainian).
- Thomas, F.M., 2008. Recent advances in cause-effect research on oak decline in Europe. CAB Rev.: Perspect. Agric. Vet. Sci. Nutr. Nat. Resour. 37(3), 1–12.
- Thomas, W.D., Boza, C.A., 1984. The oak decline complex. J. Arbor. 10, 170–177.
- Zlobin, J.A., 1989. Principy i metody izuchenija cenoticheskij populjacij rastenij [Principles and methods for the study of plant cenopopulations]. Kazan' Univ. Press, Kazan' (in Russian).
- Zlobin, J.A., 1989. Teorija i praktika ocenki vitalitetnogo sostava cenopopuljacij rastenij [Theory and practice of evaluation vitality structure cenopopulations of plants]. Botan. Zh. 74(6), 769–781 (in Russian).
- Zlobin, J.A., 2009. Populjacionnaja jekologija rastenij: Sovremennoe sostojanie, točki rosta [Population ecology of plants: Modern state, points of growth]. Universitetskaja Kniga, Sumy (in Ukrainian).

Надійшла до редколегії 10.07.2015