



Я.П. ДІДУХ

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна

ЯКИМИ БУДУТЬ НАШІ ЛІСИ?

Ключові слова: ліс, сукцесія, «ген-модель», популяція, зміни клімату, Acer platanoides

Інтенсивна діяльність людини як прямо, так і опосередковано — через глобальні зміни клімату, спустелювання, кислотні дощі, забруднення ґрунту і водного басейну — впливає на стан та розвиток рослинного покриву. Останніми десятиліттями особливо актуальною стала проблема глобального потепління, що знайшло відображення у багатьох міжнародних документах, зокрема у Кіотському протоколі (прийнятий 1997 р., але в Україні набув чинності лише з 2004 р.), а також на саміті щодо змін клімату, який відбувся у Копенгагені в грудні 2009 р. Відповідно до таких документів розробляється багато програм, ці питання дискутуються на міжнародних форумах, робочих нарадах.

Водночас незаперечним є те, що абіотичні фактори, біота змінюються і природним шляхом, еволюціонують. Встановлено, що у четвертинному періоді чергувалися гляціальні та міжгляціальні епохи, які відзначалися фазами потепління і похолодання, зволоженості та сухості клімату. Це призвело до рельєфотворення, формування певного типу геологічних відкладів, ґрунтовірних процесів, зміни рослинного покриву, а відтак — біогеохімічного кругообігу речовин, прискорення розкладання одних сполук та інгібування інших, що визначало специфіку накопичення і трансформації енергії, способів її депонування у певних компонентах екосистеми.

У голоцені після відступу останнього вюрмського льодовика виділяється ряд фаз, які характеризувалися поширенням і переважанням одних деревних видів і скороченням та зникненням — інших: 1) пребореальна (10 25— 9 100 рр. до н.е.) — переважали березові, сосново-березові та соснові ліси, існували «перигляціальні степи», так званий «мамонтовий комплекс»; 2) бореальна (9 100—7 700 рр. до н.е.) — соснові ліси з підвищенням ролі *Alnus*, *Ulmus*, *Picea*; 3) атлантична (7 700—5 100 рр. до н.е.) — формувалися ліси з *Quercus* та участю *Ulmus*, *Fraxinus*, *Acer*, *Corylus*. На цей період припадає епоха неоліту, яка характеризувалася суттєвим прогресом цивілізації: розвитком поселень, одомашненням тварин, вирощуванням культурних рослин, добуванням кременю та виробленням з нього знарядь, а відтак — знищенням лісів і формуванням степів понтичного типу; 4) суббореальна (5 100—2 300 рр. до н.е.) — оптимум лісів *Q. robur*, збільшення ролі таких неморальних видів, як *Carpinus*, *Fagus*, *Picea*, на лівобережжі України — *Tilia*; 5) субатлантична (2 300 до н.е. — 2 000 рр. н.е.) — зростання значення *Carpinus*, *Tilia* (Zazula et al., 2003; Левченко, 2004; Смирнова, 2006).

Внаслідок таких кліматичних змін — «хвиль» — одні види скорочували ареал, зникали, натомість залишалися, розширювали ареал — інші. Таким чином формувався сучасний рослинний покрив, що є результатом тривалого еволюційного процесу та складного взаємозв'язку між компонентами екосистем.

Якщо на початкових етапах перевагу мали види з вищими темпами росту в умовах високої освітленості, чутливі до змін теплового режиму та вологи, тобто зовнішнього середовища (*Pinus*, *Larix*, *Betula*, *Salix*), то надалі вони змінювалися в напрямку поліпшення адаптації до фітоценотичного середовища, меншої залежності від зовнішніх факторів, кращого засвоєння речовин й енергії за рахунок взаємоприспособованості у ценозі (Сукачев, 1972). Ценотична структура лісів розвивалася у напрямку посилення екологічної пластичності та фітоценотичної замкнутості (Пузаченко, Скулкін, 1981; Дидух, 1992).

Ще В.В. Докучаєв на прикладі степової рослинності показав, що згідно із змінами клімату разом зі зміною рослинного покриву формуються відповідні типи ґрунтів, а також гетеротрофний блок (консументи, редуценти), тісно взаємопов'язані та взаємообумовлені. Розвиток усіх цих компонентів у напрямку вдосконалення адаптації до засвоєння ресурсів і трансформації енергії забезпечував еволюцію екосистем.

Як вважають Ю.Г. Пузаченко та В.С. Скулкін (1981), оскільки тривалість існування покоління деревного ярусу в середньому становить 100 років, то напівперіод зміни клімату, за якого можливі рівноважні зміни лісової рослинності, має бути не коротшим 1000 років, а за 5 000—10 000 років відбуваються зміни на рівні підзон. Тобто якщо зональні дрібнолистяні та соснові ліси постплейстоцену і змінилися широколистяними породами, то і перші, і другі хоча й можуть бути одночасно представлені в одній підзоні, але за умови збереження відповідного типу екоотопів.

Сукцесія, розвиток рослинних угруповань триває завжди, що врешті-решт забезпечує їх синеволуцію. В.М. Сукачов (1942, 1964) вважав, що невідповід-

ність між ознаками, компонентами ценозу при їх взаємодії, конкуренції спричинює розвиток, у процесі якого відмирають і руйнуються одні зв'язки і формуються — інші. В ході *синеволюції* виникають нові типи угруповань, яких раніше не існувало, що відрізняє цей процес від сукцесій, коли відновлюються вже існуючі типи угруповань.

Проблема полягає в тому, щоб оцінити та зафіксувати цей тривалий процес на тлі надто короткого життя людини. Складність такої оцінки саме в тому, що, з одного боку, зміни відбуваються поступово і розглядаються як часовий континуум, котрий можна відобразити у вигляді синусоїд, що перекриваються, тому фіксувати їх важко. З другого боку, за сучасними уявленнями термодинаміки система, досягнувши певного врівноваженого стану, точки біфуркації, розпадається і переходить на інший рівень організації, що забезпечує якісні стрибкоподібні і важкопрогнозовані зміни. Оцінка як дискретних, так і континуальних властивостей є досить складною і завжди викликала гострі дискусії, бо, досліджуючи одні аспекти проблеми, ігнорують інші, особливо коли йдеться не про теоретичне постулювання, а конкретний вимір цих змін.

Уявлення про те, що еволюцію визначають внутрішні суперечності, не дає відповіді, в якому напрямку і з якою швидкістю вона відбуватиметься. Аналізуючи ці проблеми, ми дійшли висновку, що даний процес спрямований на вдосконалення механізмів накопичення (фіксації) енергії, зменшення ентропії завдяки поліпшенню адаптивних властивостей видів. Тобто *енергетичний потенціал є рушійною силою, котра визначає вектор еволюції* (Дідух, 2002, 2009).

Фітоценоз як компонент екосистеми у процесі свого розвитку щодо видів (біотичних елементів) водночас виступає як канал, фільтр, бар'єр і завдяки екологічним і ценотичним властивостям, різним формам позитивної та негативної взаємодії елементів забезпечує певну їх обмеженість, підбір, адаптацію до відповідної структури та функції системи. Отже, у фітоценозі механізм обмеження (регулювання) спадкової інформації, носіями якої є види, реалізується через екологічний канал. Якщо еволюція літогенних та гідрогенних екосистем може гальмуватися на певному етапі, то розвиток автогенних екосистем (власне біотопів) спрямований на формування клімаксових ценозів, потенційні властивості яких визначаються, згідно з уявленнями Ф. Клемента, кліматичними показниками. Сукцесійні зміни не обов'язково мають завершуватися клімаксовими стадіями; навіть без втручання людини такі стадії є винятком. Реально природні екосистеми функціонують на різних ступенях розвитку (своєрідна *сингетеробатмія*). Це визначається лімітаційною дією певних чинників чи їх комплексом, які ніби гальмують хід сукцесій, а в остаточному підсумку — й еволюцію. Різні співвідношення і лімітуючий вплив літо-, гідро-, кліматичних компонентів, потенційні можливості біотичних компонентів (видів) визначають усе різноманіття фітоценозів у просторі. Такий просторовий розподіл екосистем певною мірою відображає (але не віддзеркалює) часові зміни. Це явище давно помітили геоботаніки, для яких проекція територіальних змін на часові є одним із головних методів дослідження.

Разом з тим біотична складова має різний потенціал адаптації до зовнішніх умов. Адже відомо: чим вужча адаптація виду, тим більшою є просунутість його у сукцесійному ряду і навпаки. *Pinus sylvestris* з широкою екологічною амплітудою (оліготрофні болота, піски, крейдяні відслонення тощо) відображає угруповання більш ранніх сукцесійних ланок, аніж домінуючі деревні види широколистяних лісів, які формують ряд від *Quercus* до *Tilia*, *Carpinus*, *Fraxinus*, *Acer*. Найпрогресивніші у сукцесійному ряду види тропічних лісів є такими вузько адаптованими, що формують дуже складні ценози, у яких через високу видову різноманітність доміанти не виражені і в разі цілковитого антропогенного руйнування такі ценози не здатні до відновлення. Як правило, на їх місці формуються вторинні монодомінантні угруповання, доміанти яких характеризуються широкою амплітудою адаптації до зовнішніх умов.

У помірній зоні формуються ліси, де часто спостерігається невідповідність між доміантами деревного ярусу та підросту. Досліджуючи у різних регіонах грабові ліси, у деревостані яких *Carpinus betulus* щодо інших порід становить 9 : 1, ми зовсім не виявили його підросту на цих ділянках. Натомість високим є підріст *Acer platanoides*. Дослідження польських науковців показали, що в ясеневих лісах *Fraxinus excelsior* росте гірше, ніж *Acer pseudoplatanus*, а в яворових — навпаки (Faliński, Pawlaczyk, 1995). Густий підріст *A. pseudoplatanus* ми фіксували в листяних лісах поблизу м. Кременець, на Закарпатті (м. Свалява), і в Польщі, де він не формує деревостану (Adamczak, 2006). У Криму під густим наметом *Carpinus orientalis* немає його сходів, натомість на відкритих узліссях з північного та східного боків формується молодий підріст. У густих букових лісах спостерігаються 1—2-річні сходи цього виду, але фактично відсутній підріст *Fagus sylvatica*, що пояснюється впливом алелопатії, тоді як у «вікнах» серед лісу їх підріст становить 2200 шт./100 м².

У розріджених угрупованнях *Pistacia mutica*, *Paliurus spina-christi* ($B_{0-16} C_{0-1}$) в Криму формуються сходи *Quercus pubescens* та *Carpinus orientalis*. На Поліссі у дубово-соснових лісах (у суборах) (B_{3-4}) є сходи *Q. robur*, але відсутня *Pinus sylvestris*. В угрупованнях старих дубових лісів *Quercetum oxalidosum* (ДП «Володимирецьке» ЛРГ, Рафалівське л-во, кв. 87), де формує деревостан *Q. robur* обхватом до 3 м, підріст дуба не зафіксовано, однак багато *C. betulus*. У грабових лісах Канівського заповідника, урочища «Феофанія», де зімкнутість деревостану *C. betulus* сягає 0,9, густий підріст і сходи формує *Acer platanoides* за фактичної відсутності у підрості *C. betulus*. Тобто у підрості трапляються види не сучасної, а наступної сукцесійної стадії, що в остаточному підсумку і забезпечує сукцесію.

Водночас встановлено, що антропогенний фактор впливає не лише на структуру наземних компонентів екосистем, а й на таку складову, як клімат; саме цьому сьогодні приділяється велика увага. Якщо за останні 100 років в Україні відзначено підвищення середньорічної температури на 0,7 °С, то за два минулих десятиліття — на 0,3—0,6 °С, передусім за рахунок середньозимових температур. Так, середня температура січня вже зросла на 1,5—2,5 °С, лютого — на 1—2 (Друге..., 2006), а внаслідок цього подовжується період позитивних температур і,

відповідно, вегетаційний період. Підвищенню евтрофікації, нітрифікації, розкладанню сполук азоту до мінеральних форм, прискоренню його кругообігу сприяють й інші чинники, зокрема, кислотні дощі, безпосередній антропогенний вплив (Тейт, 1991). За підвищення температури і достатньої кількості вологи інтенсифікуються життєдіяльність мікроорганізмів, розкладання підстилки, вивільняються мінеральні форми азоту, а в результаті в ценозах посилюється участь видів-нітрофілів, що характеризує відповідний напрямок сукцесії. Разом з тим інтенсивне розкладання органічних форм азоту до мінеральних означає зниження енергетичного потенціалу екосистем (Дідух, 1998). Хоч автогенна сукцесія загалом спрямована на підвищення умброфітізації лісових угруповань і трофності екотопів через заміну світлолюбніших тіневитривалими видами, однак такі зміни обмежені зовнішніми чинниками. Підстилка у соснових лісах розкладається протягом 5—7 років, тому, незважаючи на те, що хвоя сосни опадає через 4 роки, потужність підстилки більша у 2,0—2,5 раза, ніж у листяних лісах (Дідух, 2007). У багатих вологих листяних грабово-дубових та ясеневих лісах підстилка розкладається за 1—2 роки, що засвідчує прискорення кругообігу речовин. Еволюція фітоценозів спрямована в бік прискорення кругообігу в екотопах автогенного типу. Натомість у літогенних екотопах (піски, кам'янисті відслонення) хід сукцесій гальмується (кругообіг лімітується) на відповідних сукцесійних стадіях, тому тут утримуються види, угруповання, які адаптовані до цих умов і відображають у часі первинні (початкові) стадії сукцесій, та угруповання, що панували раніше. Через неоднорідність умов зростання, дію різних лімітаційних факторів у просторі формуються різні стадії угруповань, які за відповідних історичних умов раніше могли переважати. З подальшим розвитком рослинності фіксуємо розширення позицій угруповань прогресивніших стадій до певної межі і звуження угруповань первинних стадій. У результаті наступні стадії витісняють попередні, а останні зберігають свої позиції у відповідних екотопах.

Отже, розвиток будь-якого фітоценозу спрямований не на відтворення подібного собі, а іншого, краще адаптованого типу, що забезпечує еволюцію. Щоб зберегти певний тип фітоценозу, потрібно знайти механізми, за допомогою яких можливо повертати його розвиток на попередню стадію. Це положення важливе для природоохоронної діяльності, але його ігнорує сучасне законодавство щодо функціонування заповідників, де запровадження абсолютно заповідного режиму призвело до зникнення певного типу стацій, оселищ.

Друге важливе питання — тренд розвитку, який визначається лімітаційними факторами. У лісових типах ценозів цим фактором є рівень освітленості, що забезпечує зміну порід лише у певній послідовності. Водночас такий розвиток спрямований до клімаксового стану, який обмежується екологічними чинниками. На стадії клімаксу види відновлюються шляхом так званих циклічних сукцесій (Поплавская, 1925; Сукачев, 1964; Долуханов, 1958; Ярошенко, 1942), що виявляється у певних «стресах», спричинених елімінацією дерев верхнього ярусу.

Якщо зміна соснових і дубово-соснових лісів на сосново-дубові, дубові та грабові відображає стадії сукцесій, ліси яких достатньо представлені в сучасному

рослинному покриві, то наявність густого потужного підросту *Acer platanoides* та *A. pseudoplatanus* у грабово-дубових і грабових лісах становить великий інтерес, оскільки кленових лісів нині фактично не існує (Замятнин, 1958; Кохно, 1982; Шеляг-Сосонко и др., 1991) (за незначними винятками — наприклад, ми спостерігали такі ліси біля Софронівського монастиря, Путивльський р-н Сумської обл., заповідне урочище «Ліс на Ворсклі»). *A. platanoides* може траплятися як співдомінант, тому, щоб спрогнозувати формування наступних стадій лісів, ми детально дослідили підріст кленів.

Методика досліджень

У різних регіонах лісових масивів віком 70—90 років виділяли однорідні, але типові ділянки з високими показниками щільності підросту та сходів деревних порід. Для оцінки щільності сходів і підросту закладали ділянки 10 × 10 м, розбивали їх на прямокутники завширшки 2 м, на яких підраховували спочатку підріст віком 10—40 років, потім — 3—10 (віргінільна стадія) та 1—3 роки (іматурна).

Для визначення приросту пагонів обирали невеликі ділянки (до 0,5 га) з однорідними лісорослинними умовами та густим підростом клена. Кожне дерево маркували біркою з відповідним номером і за допомогою лінійки у певні дати вимірювали приріст.

Для оцінки розвитку листової пластинки з підросту кожного виду віком 5—10 років відбирали понад 100 пагонів. У стаціонарних умовах вимірювали максимальну довжину і ширину ознак листків (у клена — це довжина середньої лопаті і ширина між максимально віддаленими зубцями лопатей) від першого (розташованого біля основи пагона) до останнього верхівкового листка. Для встановлення залежності між площею прямокутника, осі якого відображають максимальну довжину і ширину листової пластинки, та реальною площею листової пластинки, вибрано кілька типових листків, їх обриси нанесено на міліметровий папір й обчислено реальну площу. Її співвідношення з площею прямокутника для листків *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Carpinus betulus* становить 70 %, *Tilia cordata*, *A. tataricum* — 75 %. Ці показники використано для подальших розрахунків.

Усі дані обробляли за допомогою відповідних статистичних методів за програмою STATISTICA.

Результати досліджень

У природних біотопах України трапляються п'ять аборигенних (*Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*, *A. campestre*, *A. tataricum*, *A. stevenii*) та два інтродуковані (*A. negundo*, *A. argentea*) види кленів. Клени ніколи не відігравали суттєвої ролі у структурі лісів (Кохно, 1982; Шеляг-Сосонко и др., 1991), а становили лише невелику домішку або виступали як співдомінанти першого чи домінанти — другого ярусу (наприклад, *Querceta acerosa (tatarici)*). Їх формації представлені невеликими локалітетами, зокрема, у Гірському Криму на межі лісів з яйлою є старі насадження *Acereta stevenii* (Дідух, 1992), *A. pseudoplatanus* — у Карпатах, натомість формації з *A. platanoides* у літературі не наводилися.

Ми вже відзначали, що там, де 50—60 років тому *A. platanoides* траплявся в молодих 20—40-річних грабових масивах поодинокі, тепер у старіших 70—90-річних лісах, коли граб досяг зрілого віку, вивільнивши місце для підросту, з'являється інтенсивний підріст *A. platanoides*. Натомість підріст *C. betulus* у таких лісах практично відсутній, а виявлений лише у «вікнах». Проведені нами дослідження від Чувашії (Російська Федерація) до Польщі показали, що експансія *Acer* характерна для неморальної зони Європи у цілому. Від Приуралля до Польщі таким видом є *A. platanoides*, у Прикарпатті та Польщі — *A. pseudoplatanus* (Voratuński, Filipjak, 1999), у Лісостепу та Степу — *A. tataricum*. Спостерігається експансія видів клена в місцях їх інтродукції поза межами ареалу, наприклад, *A. pseudoplatanus* — біля Києва. На урбанізованих територіях та у Чорнобильській зоні інтенсивно формуються зарості *A. negundo*. В зоні відселення людей він створює густі зарості в межах евтрифікованих екоотопів на території закинутих сіл, витісняючи такі культивовані дерева, як вишні, яблуні, груші, сливи.

Закладені нами ділянки 10 × 10 м у місцях максимального підросту різних видів роду *Acer* за поодинокого трапляння кленів у деревному ярусі (зімкнутість не більше 0,1) дали такі результати (табл. 1).

Таблиця 1. Показники щільності сходів і підросту різних деревних видів у різних типах неморальних лісів

Місцезнаходження ділянки	Склад і зімкнутість (у дужках) домінуючих деревних порід віком > 40 років	Сходи, підріст	Щільність (100 м ²) по роках, екз.		
			1—2 роки	3—10 років	< 40 років
с. Іванків, Канівський р-н, Черкаська обл.	<i>Carpinus betulus</i> (0,8)	<i>A. platanoides</i>	5 300	378	2
	<i>C. betulus</i> (0,9)	<i>A. platanoides</i>	10 400	364	2
с. Григорівка, Канівський р-н, Черкаська обл.	<i>C. betulus</i> (1,0)	<i>A. platanoides, Ulmus glabra, Fraxinus excelsior</i>	?	107	—
				7	
	<i>Tilia cordata</i> (0,9)	<i>A. platanoides</i>	1 500	—	—
Канівський заповідник	<i>C. betulus</i> (0,8)	<i>A. platanoides</i>	5 600	178	2—4
	<i>C. betulus</i> (1,0)	<i>A. platanoides</i>	?	162	4
с. Городок, Рівненська обл.	<i>C. betulus</i> (0,8)	<i>A. platanoides</i>	4 000	136—190	1
м. Київ	<i>Acer negundo</i> (0,9)	<i>A. negundo</i>	?	54	9
Житомирська обл.	<i>C. betulus</i> (0,9)	<i>A. tataricum</i>	2 000	?	—
		<i>C. betulus</i>	200	?	9
Ойцовський парк на-родовий (Польща)	<i>перелог</i>	<i>A. pseudoplatanus</i>	1 900	—	—
		<i>C. betulus</i>	200	—	—
Дівочі скелі, м. Кре-менець, Тернопільська обл.	<i>C. betulus</i> (1,0)	<i>A. platanoides</i>	4 400		
		<i>A. pseudoplatanus</i>	2 100		
Страхова гора, м. Кре-менець	<i>Fagus sylvatica</i> (1,0)	<i>A. pseudoplatanus</i>	2 200	240	
		<i>A. platanoides</i>	600	59	
		<i>Fagus sylvatica</i>	100	84	

Ці дані спонукають до висновку: як правило, під наметом деревного ярусу в підрослі перевагу мають не види домінуючої породи, а більш тіневитривалі, зокрема клени. При цьому спостерігається добре відома зворотна експоненційна залежність між щільністю та віком дерев. Максимальний підріст кленів (*A. platanoides*, *A. pseudoplatanus*) становить від 2 до 10 тис. екз. на 100 м² віком 1—2 роки і від 50 до 375 екз. — від 3 до 10 років, тимчасом як підріст *C. betulus* чи *Fagus sylvatica* на тих самих ділянках, зайнятих грабовими чи буковими лісами, — 100—200 екз., тобто у 10—100 разів нижчий. Дослідження показали, що у затінених грабових чи букових лісах клен заввишки 3—8 м може невизначено тривалий час перебувати у стані підрослу і лише в окремих випадках досягати рівня домінанта першого ярусу.

Які переваги має *Acer* перед іншими деревними видами? Намет першого деревного ярусу листяних лісів досить щільний і вбирає 86—96 % загальної кількості світла (Алексеев, 1975; Росс, 1975), тому рослини, що розвиваються під цим наметом, зазнають світлового голоду і мають відповідні пристосування для фіксації сонячної енергії, зокрема, здатність до активної мобілізації процесів фотосинтезу завдяки швидкому розвитку листків у короткий весняний період до появи листків на деревах верхнього ярусу (Плотников, 1979). Сприятливим є те, що клен характеризується нижчою чутливістю до суми температур >10 °С та зміни гідротермічного режиму, тобто розвивається швидше, ніж дуб, граб чи липа (Пузаченко, Скулкин, 1981). Стосовно ролі видів у фітоценозі, то на основі отриманих розрахунків вони встановили, що клен знаходиться найближче не до домінуючих деревних порід у відповідних ценозах, а до *Corylus avellana*, яка формує підлісок у свіжих, багатих, тінистих лісах.

Таблиця 2. Приріст верхівкових пагонів різних деревних видів відповідно до зафіксованої дати

Вид	Місце, час дослідження (к-сть екземплярів)			
		2003	2002	
<i>Acer platanoides</i>	Городок 4.05.02 (105)		85,97±4,14	
	Городок 29.04.03 (72)	43,82±1,5	60,63±3,55	
	Кременець 02.05.03 (60)	97,4±6,8	191,2±13,0	
	Черкаси 09.05.03 (66)	190,9±10,7	244,7±15,0	
<i>A. pseudoplatanus</i>	Кременець 01.05.03 (28)	51,29±5,73	147±14,6	
<i>A. tataricum</i>	Київ, Святошин 27.04.02 (48)		53,14±4,45	
<i>Carpinus betulus</i>	Городок 4.05.02 (51)		65,80±4,23	
	Київ, Святошин 27.04.02 (54)		46,9±2,82	
<i>Tilia cordata</i>	Городок 4.05.02 (54)		71,33±5,33	
	Київ 27.04.02 (61)		31,16±2,09	

Ми провели дослідження приросту пагонів *A. platanoides* щодо приросту інших порід у весняний період (кінець квітня — початок травня), а також приросту поточного (2002 р.) до повного річного приросту минулих років (табл. 2).

Згідно з отриманими даними загалом у 2000 р. приріст *A. platanoides* був вищим, аніж у 2001 та 2002 р., а в 2001 р. залежно від регіонів — нижчим, аніж у 2002 р. у Городку, але вищим порівняно з Кременцем та Черкасами. При цьому цікавими є близькі результати оцінки співвідношення приросту клена на ділянках у с. Городок за розрахунками 2002 та 2003 років: 1,47—1,63 (2002/2001), 0,50—0,62 (2002/2000), 0,34—0,41(2001/2000), які збігаються і свідчать про достовірність даних. Приріст на ділянці в с. Городок уже наприкінці квітня — початку травня 2002 р. майже вдвічі перевищував такий за весь 2001 р. Проте цей показник залежить від багатьох причин: локальних екологічних умов, конкретних дерев, а також від особливостей вегетації у минулому та поточному роках. Загалом слід відзначити, що приріст пагонів кленів у тіні є значно вищим, аніж у граба чи липи. Процес росту пагонів описується логістичною кривою. На початкових стадіях вегетації він повільний, згодом дуже прискорюється, а формування густого намету верхнього деревного ярусу — сповільнюється, у кленів — фактично припиняється. Дослідження цього процесу для *A. platanoides* у грабових лісах біля с. Городок дали такі результати: з 29.04 по 30.04.2002 р. середній приріст на 10 модельних деревах становив 6,3 (2—18) мм, тимчасом як на 24 модельних деревах з 30.04 по 3.05 трохи знизився — 4,1 (0,5—10,0) мм (табл. 3).

Показник						
Приріст, мм						
	2001	2000	$\frac{2003/2002}{2003/2001}$	$\frac{2002/2001}{2002/2000}$	2001/ 2000	2001/ 2000
	56,85±2,74	139,78±9,78		$\frac{1,63}{0,62}$	0,41	0,57
	41,17±2,3	120,6±7,9	$\frac{0,72}{1,06}$	$\frac{1,47}{0,50}$	0,34	
	244,0±14,3	312,8±12,2	$\frac{0,51}{0,40}$	$\frac{0,78}{0,61}$	0,78	
	280,5±14,4	241,1±16,3	$\frac{0,78}{0,68}$	$\frac{0,87}{1,01}$	1,16	
	124,3±17,0	233,8±18,6	0,35	$\frac{1,18}{0,62}$	0,53	
	123,2±12,3			0,43		
	90,49±7,16			0,73		
	233,48±28,2			0,20		
	86,26±6,91			0,83		
	99,47±7,91			0,31		

Хоча таких даних недостатньо для встановлення кількісних закономірностей щоденного приросту, проте загальні тенденції високого початкового приросту і його подальшого зниження вони відображають достатньою мірою.

Якщо розділити приріст поточного року до фіксованої дати 03.05.2002 р. на відповідний приріст за одну добу в період з 30.04 по 3.05, то отримуємо середню кількість діб вегетації — 8,0—48,5, що свідчить про нерівномірність розвитку пагонів унаслідок різних причин, включаючи навіть механічні пошкодження. За рівномірного приросту вегетація клена теоретично могла би розпочатися на 18,6 діб раніше, тобто 14,04.2002 р., але цей розвиток відбувається за логістичною закономірністю, з прискоренням, і насправді розпочався пізніше 20.04.2002 р. ($59,8:4,1 = 13,6$ діб відповідає саме цій даті).

Аналіз даних показав, що у 2002 р. до появи листків на кронах дерев найвищий приріст серед кленів має *A. negundo* ($114 \pm 3,1$ мм), досить високий —

Таблиця 3. Оцінка зміни приросту пагонів *A. platanoides*

№ дерева	Дата вимірювання приросту			Кількість діб, потрібних для забезпечення приросту на період 30.05.2002 р.
	30.04.2002 р.	30.05.2002 р.	з 30.04 по 3.05 за добу	
1	60	70	3,3	21,2
2	63	93	10,0	9,3
3	30	39	3,0	13,0
4	48	64	5,3	12,1
5	55	64	3,0	21,3
6	38	60	7,3	8,2
7	44	60	5,3	11,3
8	38	46	2,7	17,0
9	20	22	0,5	44,0
10	24	34	3,3	10,3
11	70	88	6,0	14,7
12	55	65	3,3	19,7
13	45	57	4,0	14,3
14	64	88	8,0	11,0
15	63	80	5,6	14,3
16	49	72	7,7	9,4
17	50	58	2,7	21,5
18	51	66	5,0	13,2
19	33	38	1,7	22,3
20	34	41	2,3	17,8
21	59	63	1,3	48,5
22	47	52	1,7	30,6
23	54	62	2,7	23,0
24	45	53	2,7	19,6
У середньому	47,5	59,8	4,1	18,6

A. platanoides ($81-88 \pm 3,4$ мм) і найнижчий — *A. tataricum* ($53 \pm 4,5$ мм). Натомість приріст *C. betulus* за цей період у $1,5-2,0$, а *Tilia cordata* в $1,5-3,0$ разів нижчий, аніж в *A. platanoides*. Якщо наприкінці квітня приріст *A. platanoides* становив 81 мм, то для *C. betulus* і *T. cordata* відповідно 47 і 31 мм. З часом приріст затінених рослин знижується і призупиняється, а освітлених — прискорюється. Такий ранній розвиток надає *A. platanoides* можливість захоплювати відповідний простір до появи листків крони деревного ярусу. На ювенільній стадії (1–3 роки) *A. platanoides* має найвищу середньорічну продуктивність ($18,2$ г/рік), масу листків ($6,03$ г), поверхню листової пластинки (922 мм²) (Евстигнєєв, 1991). На віргінільній стадії (11–20 років) ці показники знижуються, і такі породи, як *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, *Ulmus scabra*, що формують верхній ярус, випереджають розвиток клена.

Інший аспект — дослідження фотосинтезуючої структури різних порід, тобто особливостей розвитку листових пластинок, які забезпечують перевагу певного виду у функціонуванні біоценозу і використанні енергії. Так, до початку розпускання листків дуба такі види, як *T. cordata*, *C. betulus* і *A. platanoides*, мають уже розвинуті листові пластинки, тобто фотосинтезують. Але ступінь їх розвитку та величина різні, що зумовлює відповідну перевагу в отриманні світлової енергії. Якщо у *C. betulus* і *T. cordata* чергове розташування листків, які розвиваються поступово, один за одним, то в *A. platanoides* — супротивні листки, тому спочатку формується перша пара листових пластинок, за нею — друга і третя, які завдяки такому типу галуження, різній довжині черешків не затіняють одна одну і займають весь простір, максимально використовуючи ліміт світла. Кількість пар листків у *A. platanoides* протягом сезону коливається від трьох до п'яти, і всі вони з'являються на ранній фазі розвитку за певною схемою: спочатку наростає пагін, потім — листові пластинки, які інтенсивно збільшуються у розмірі. Розрахунки, зроблені 29.04.2003 р. на ділянці біля с. Городок, показали, що середня площа першої пари листків становила $12,45$ см², а за чотири доби зросла до $76,45$ см², тобто шестеро, другої пари — відповідно $10,97$ та $74,63$ см² — майже всемеро, третьої — $3,66$ та $37,05$ см², більш як у 10 разів і з'явилася четверта пара з середньою площею $12,06$ см² (табл. 4). Загальна площа листової поверхні збільшилася з $5,3$ до $9,5$ % від потенційно можливої і до середини травня, коли формується густий намет, досягала $76-96$ %; потім ріст припиняється, а процес фотосинтезу триває. Аналогічні дані отримані на інших ділянках (села Біличі та Лісники в околицях м. Києва). Показовою ознакою розвитку листових пластинок є пропорція між їх площею, яка на першій ділянці за чотири доби збільшилася з $1 : 0,88 : 0,29$ (29.04) до $1 : 0,98 : 0,48 : 0,16$ (03.05), що близько до такої пізніших дат. Як видно, площа листків зростає за логістичним принципом. Такі закономірності розвитку характерні і для *A. pseudoplatanus* (м. Кременець). Порівняння отриманих даних з різницею в одну добу дало такі результати: з 01.05. по 02.05.2003 р. перша пара листків збільшилася в $1,03$, друга — в $1,07$, а третя — в $1,5$ разів. Тобто можна дійти висновку, що у кленів розмір листових пластинок зменшується

від першої до третьої—четвертої пар, а швидкість їх росту — у зворотному напрямку. Натомість формування листкової поверхні у *C. betulus* і *T. cordata* відбувається за іншим принципом. Їх листки з'являються послідовно в міру наростання пагонів і значно повільнішими темпами. За три доби (з 20.04 по 03.05) площа листкової поверхні *C. betulus* збільшилася в 2,5 раза (табл. 5). Коли у *T. cordata* та *C. betulus* функціонують три листки, то у *A. platanoides* — уже шість—вісім і набагато більшого розміру. Пропорція між площею листків у граба та липи зовсім іншого типу, їх площа збільшується у зворотному напрямку — від першого до третього. Дані про характер формування листкових пластинок протягом вегетаційного сезону наведено в таблицях 4 та 5.

Отже, клени характеризуються зовсім іншим типом стратегії, адаптацією до умов освітлення. Вони мають певну перевагу, коли знаходяться в підрості під наметом інших дерев завдяки більш ранній стадії розвитку листя і округлій формі крони, яка забезпечує максимальне поглинання світла в умовах затінення. Але чи здатні вони реалізувати цю перевагу і сформувані панівний ярус?

Таблиця 4. Співвідношення площ між I—IV парами листків *A. platanoides*

Місце збору (к-сть листків)	Дата збору	Площа листкової пластинки, мм		
		1 пара	2 пара	
с. Городок (120)	29.04.2003	1245,3 ± 47,5	1097,2 ± 37,8	
с. Городок (108)	03.05.2003	7644,7 ± 245	7463,7 ± 255	
м. Кременець (104)	02.05.2003	3813,0 ± 169	3279,8 ± 148	
м. Черкаси (116)	09.05.2003	13723,8 ± 459	13389,1 ± 479	
с. Біличі (120)	24.04.2004	2813,2 ± 29	2304,2 ± 27	
с. Біличі (82)	29.04.2004	5718,2 ± 43	4497,2 ± 39	
с. Біличі (108)	06.05.2004	20333,3 ± 71	18224,5 ± 63	
с. Біличі (102)	07.06.2004	20989,9 ± 70	18679,1 ± 63	
с. Лісники (106)	11.05.2004	18357,4 ± 70	16220,8 ± 65	
с. Лісники (104)	13.07.2004	19862,0 ± 77	19520,4 ± 75	

Таблиця 5. Співвідношення площ між листками деяких видів деревних порід

Вид	Місце збору (кількість листків)	Дата збору	Площа лист		
			1 пара	2 пара	
<i>Acer pseudoplatanus</i>	м. Кременець (134)	01.05.2003	5138,8 ± 163,6	3326,8 ± 145,5	
»	м. Кременець (61)	02.05.2003	5271,7 ± 303	3528,8 ± 228	
<i>Carpinus betulus</i>	с. Городок (111)	29.04.2003	179,3 ± 14,2	233,8 ± 18,2	
»	с. Городок (108)	03.05.2003	346,0 ± 23,0	551,9 ± 32,5	
»	с. Біличі (104)	10.05.2003	586,2 ± 153	1017,7 ± 107	
<i>Tilia cordata</i>	м. Черкаси (108)	09.05.2003	2710,8 ± 88,4	3097,3 ± 94,5	
»	с. Біличі (50)	01.05.2003	1611,7 ± 36	1208,8 ± 102	

Обговорення результатів

Згідно з отриманими даними щодо співвідношення різних вікових груп у ценозі, вікових спектрів, характеру розвитку пагонів та листків можна було б дійти висновку, що *A. platanoides* має суттєві адаптивні переваги порівняно з іншими видами, у процесі сукцесії займе панівне положення і витіснить інші породи. Однак цього не відбувається. Якщо раніше вважалося, що головною причиною зміни одних видів іншими є зміна екологічних умов у ході сукцесії, то дослідження останніх десятиліть показали, що в цих процесах суттєву роль відіграють власне біотичні фактори — структура ценозів, специфіка едификатора, які і визначають конкурентну спроможність видів. Лісові біотопи функціонують як системи, в яких едификатор формує потужне фітогенне поле, що впливає на інші види через наземні (затінення) і підземні (алелопатія, хімізм ґрунтів, їх рН, мікрофлора, набір консументів тощо) чинники. Ліси — екосистеми детритного типу, їх фітосередовище формується едификаторами деревного ярусу, які, з одного боку, суттєво змінюють фонові показники екотопу, а з другого, —

		Пропорція площ		Загальна площа листків (мм ²)	% до найбільшої площі
3 пара	4 пара	I : II : III : IV			
365,5 ± 23,8	—	1 : 0,88 : 0,29	5416	5,3	
3704,8 ± 195	1206,2 ± 157	1 : 0,98 : 0,48 : 0,16	40038,8	39,5	
902,6 ± 89,5	—	1 : 0,86 : 0,24	15599,0	15,4	
8575,5 ± 372	3146,0 ± 246	1 : 0,98 : 0,62 : 0,23	77667,8	76,7	
952,8 ± 20	—	1 : 0,82 : 0,34	12340	12,2	
1688,4 ± 31,5	—	1 : 0,79 : 0,30	23807,6	23,5	
9054,3 ± 62	1532,9 ± 45	1 : 0,90 : 0,45 : 0,08	98290	96,9	
9882,1 ± 58	1151,3 ± 39	1 : 0,89 : 0,47 : 0,05	101404,8	100	
9151,8 ± 59	1270,5 ± 39	1 : 0,88 : 0,50 : 0,07	90001	88,8	
9967,2 ± 63	1299,4 ± 42	1 : 0,98 : 0,50 : 0,07	101381	100	

кової пластинки, мм ²		Пропорція площ		Загальна площа листків на пагоні
3 пара	4 пара	I : II : III : IV		
382,2 ± 53,2	—	1 : 0,65 : 0,07	17695,6	
582,4 ± 67	—	1 : 0,67 : 0,11	18765,8	
116,0 ± 10,4	—	1 : 1,31 : 0,65	529,1	
488,9 ± 33,5	—	1 : 1,74 : 2,02	1386,8	
1182,0 ± 178	—	1 : 1,8 : 2,08	2785,9	
3507,0 ± 102	2392,0 ± 84,4	1 : 1,4 : 1,3 : 0,88	11707,0	
1291,3 ± 202	—	1 : 0,75 : 0,80	4111,8	

основним лімітаційним фактором розвитку їх флористичного складу є не стільки вологість чи трофність, скільки освітлення, що визначається структурою едіфікатора. Успіх розвитку виду у фітоценозі залежить від трьох складових: особливості розмноження, специфіки онтогенезу та відношення до світла. Проте механізм розвитку фітоценозів, зокрема конкуренції і характеру зміни порід, залишається недостатньо вивченим.

Відомо, що *Quercus robur* плодоносить через 6–10 років, тимчасом як *A. platanoides* — щорічно. Онтогенез, тобто зміна поколінь у *Q. robur*, триває 250–350, *Tilia cordata*, *A. platanoides* — 180, *Carpinus betulus*, *Ulmus glabra*, *Acer campestre* — 120 років. Показники тривалості основних етапів онтогенезу наведені в табл. 6 (Смирнова, Попадюк, Чистяков, 1988).

Таким чином, за один онтогенетичний період *Q. robur* може змінитися два—три покоління *Acer* чи *Ulmus*. Але, з одного боку, висока інтенсивність плодоношення, наявність густого підросту *Acer* та швидкий онтогенез, що виявляється у різко лівобічному спектрі, а з другого — відсутність підросту *C. betulus*, *Q. robur*, тобто правобічний спектр цих популяцій і тривалий онтогенез дуба, ще не гарантує успіху змін цих видів і формування угруповань із *A. platanoides*. У ході досліджень (Смирнова, 2000) встановлено, що жоден із видів дерев не може перейти від молодих особин (підросту) до генеративного стану, тобто досягти рівня першого ярусу едіфікатора, якщо немає відповідних «вікон» розміром понад 200 м². Навіть такі тіневитривалі види, як *A. platanoides* та *A. pseudoplatanus*, можуть затримуватися у прегенеративному стані невизначено тривалий час (Заугольнова, Смирнова, 2000). Тобто формування лісових ценозів ґрунтується на теорії геп-мозаїки (gar mosaic concept), суть якої полягає в необхідності появи «вікон» відновлення (Watt, 1925; Canham, 1989; Loriner, 1989; Special..., 1989; The mosaic..., 1991; Yamamoto, 1991; Connell et al., 1997). Якщо у 80–90-х роках минулого століття основну увагу приділяли характеру функціонування «вікон» у верхньому деревному ярусі, то наприкінці 90-х центр

Таблиця 6. Тривалість основних етапів онтогенезу широколистяних дерев (усереднені дані)

Вид	Віковий стан, роки						Загальна тривалість онтогенезу
	імагурний	віргінільний	генеративний			синільний	
			молодий	середньовіковий	стиглий		
<i>Quercus robur</i>	20	40	60	140	100	20	380
<i>Fagus sylvatica</i>							
<i>Fraxinus excelsior</i>	10	20	60	110	80	20	300
<i>Tilia cordata</i>	20	40	20	40	30	20	170
<i>Acer platanoides</i>							
<i>A. pseudoplatanoides</i>							
<i>A. campestre</i>	10	10	20	40	30	10	120
<i>Carpinus betulus</i>							
<i>Ulmus glabra</i>							

ваги досліджень змістився на особливості розвитку у «вікнах» піднаметових рослин (Cannel et al., 1997; Yoshida et al., 1998). Освітлення «вікон» залежить від висоти дерев. Якщо діаметр «вікна» $< 1/2$ висоти дерев, то його практично перекривають крони, які починають розростатися; якщо діаметр «вікна» близький до висоти дерев, а його площа 100—200 м², то наземну поверхню перекриває бічне затінення і перевагу отримують тіневитривалі види (умброфіти). Якщо площа «вікна» < 200 м², то жоден вид дерев не може досягти рівня вищого ярусу деревостану, а *A. platanoides* та *T. cordata* виходять на цей рівень при «вікнах» 200—600 м². Лише коли діаметр «вікна» $>$ висоти деревостану, тобто площі 1000—2000 м², освітленість достатня для геліофільних видів (*Q. robur*), проте й умброфіти не страждають, оскільки мають досить широкий діапазон фотосинтезуючої активності (Смирнова, Чистякова, Попадюк, 1989).

Механізм формування фітоценозів за принципом геп-моделі можна пояснити на основі підходів термодинаміки, зокрема, оцінки енергетичних потоків. Відомо, що на генеративній стадії едификаторів швидкість накопичення ними енергії врівноважується зі швидкістю її віддачі. У такій системі потоки і трансформація енергії є більш-менш сталою величиною, що дорівнює приблизно 3 % від загальної біомаси. На іматурній та ювенільній стадіях (bulding-phase) енергія використовується для швидкого росту і розвитку дерев. Світловий рівень сходів тіневитривалих деревних видів досягає 15 % від ФАР відкритих місць. Такі тіневитривалі дерева, як *C. betulus*, *T. cordata*, *Fraxinus excelsior*, *A. platanoides*, за обмеженої освітленості мають низьку інтенсивність дихання, тобто характеризуються низькими енергетичними затратами, що забезпечує їм існування під деревним наметом невизначено довго (Евстигнеев, 1991). Зокрема, *A. platanoides* відзначається найнижчим для листяних порід світловим мінімумом і для ювенільних, іматурних та віргінільних стадій становить відповідно 0,3, 0,4—0,5 та 0,8 від показника генеративної стадії, для *A. campestre* — 0,5, 0,5—0,6 і 1,1, для *T. cordata* вищий — 0,6, 0,7—0,8 та 1,3, а для *C. betulus* ще вищий — 0,7, 1,5 та 2,0 (Евстигнеев, 1991). Для росту клена достатньо запасів енергії, накопичення і віддача якої врівноважується на прегенеративній стадії, тому рослини можуть на ній залишатися невизначено тривалий час (Уранов, 1971). Здатність переносити затінення знижується з віком дерев, бо у результаті збільшення маси та розміру крон зменшується співвідношення між фотосинтезуючими та нефотосинтезуючими тканинами. Дорослі дерева потребують 20—70 % ФАР щодо відкритих місць, витрати на дихання наростають і для забезпечення позитивного балансу енергії освітленості під кронами не вистачає (Алексеев, 1975).

Здатність *A. platanoides* виживати за низького рівня освітленості зумовлена комплексом морфологічних, анатомічних, ультраструктурних та фотохімічних ознак листків (Niinemets et al., 1998). Як показали проведені в заказнику «Лісники» (м. Київ) дослідження, верхні освітлені та нижні затінені листки *A. platanoides* відрізняються за морфологічними показниками, відносним вмістом води, питомою площею та масою пластинки. Так, у затіненних листків щіль-

ність розташування продохів у 1,6 раза нижча, ніж в освітлених, і становить відповідно $268,94 \pm 7,67 \cdot 10^{-6} \text{ м}^2$ та $426,35 \pm 10,43 \cdot 10^{-6} \text{ м}^2$, площа продохів — навпаки, у затінених листків дещо більша ($162,35 \pm 3,3 \cdot 10^{-12}$ на м^2), ніж в освітлених ($155,19 \pm 3,31 \cdot 10^{-12} \text{ м}^2$). Щільність жилкування у затінених листків у 1,3 раза нижча порівняно з освітленими ($3,96 \pm 0,14$ і $5,03 \pm 12 \cdot 10^{-6}$ на м^2), тимчасом як площа листків (відповідно $141,22 \pm 8,21$ і $130,77 \pm 5,96 \cdot 10^{-4} \text{ м}^2$), їх питома площа ($4,12 \pm 0,38$ і $3,48 \pm 0,15 \cdot 10^{-3} \text{ м}^2/\text{г}$), довжина черешка ($8,51 \pm 0,7$ і $8,20 \pm 0,65 \cdot 10^{-2} \text{ м}$) вищі, ніж в освітлених. При цьому довжина ($15,57 \pm 0,26$ і $15,32 \pm 0,18 \cdot 10^{-6} \text{ м}$) та ширина ($10,28 \pm 0,09$ і $10 \pm 0,18 \cdot 10^{-6} \text{ м}$) продохів є дуже стабільними ознаками і не залежать від ступеня освітленості (Волошина та ін., 2008). Зі зміною освітлення змінюються й анатомічні ознаки листової пластинки. Так, за повного освітлення пластинки листків в 1,3 раза товщі за рахунок збільшення довжини клітин одношарової палисадної паренхіми (в 1,3 раза) та висоти тришарової зони губчастої паренхіми (в 1,6 раза), більшого внеску тканин мезофілу. Все це розглядається як структурний механізм посилення фотосинтезу на одиницю площі листка, сприяння підвищенню ефективності використання води, зниженню її випаровування, бо в умовах прямого освітлення це може мати негативні наслідки (Волошина, Білявська, 2009). При цьому відзначається, що у *A. platanoides* максимальний квантовий вихід фотохімічних реакцій освітлених листків вищий, аніж у затінених, що зумовлене більш раннім початком старіння останніх (Волошина та ін., 2008). Триваліший та інтенсивніший фотосинтез освітлених листків достатньою мірою забезпечує розвиток рослини, тимчасом як за коротшого світлового дня функціонування широких листків у затіненні є малоефективним. У затінених листків механізми нефотохімічного гасіння активуються за нижчої щільності потоку фотонів порівняно з освітленими. Це свідчить про адаптивну мінливість модифікації як анатомічних, так і морфологічних ознак листків у *A. platanoides*, що дає змогу змінювати стратегію залежно від освітлення.

Перехід рослини від умброфітної до геліофітної фази супроводжується розвитком генеративної сфери (maturity-phase) і спричинює суттєву фізіологічну перебудову, бо змінює потребу рослин в освітленості від 1—15 до 30—70 % ФАР. Хоча це може відбуватися лише поступово, однак знаменує нову, якісну, зміну адаптацій і потребує критичної енергії, яка визначає перехід через відповідний ентропійний бар'єр, тобто порушення врівноваженого стану системи. Верхній деревний ярус характеризується певним обмеженням енергетичного потенціалу. Фотосинтезуючий намет крони дерев вбирає 86—96 % загальної кількості фотосинтезуючої енергії (Алексеев, 1975; Росс, 1975), і це суттєво обмежує розвиток інших рослин. За відсутності «вікна» достатньої площі розмір фотосинтезуючої поверхні крони не може збільшитися, баланс маси вуглецю і засвоєння енергії порушується, рослини вражаються патогенами, не витримують засухи, листя опадає, що пригнічує ріст (Sanham, 1989). Якщо «вікон» немає, то навіть тіневитривалі види не можуть досягти розмірів дерев верхнього ярусу. Таким чином реалізується енергетичне блокування, внаслідок чого будь-

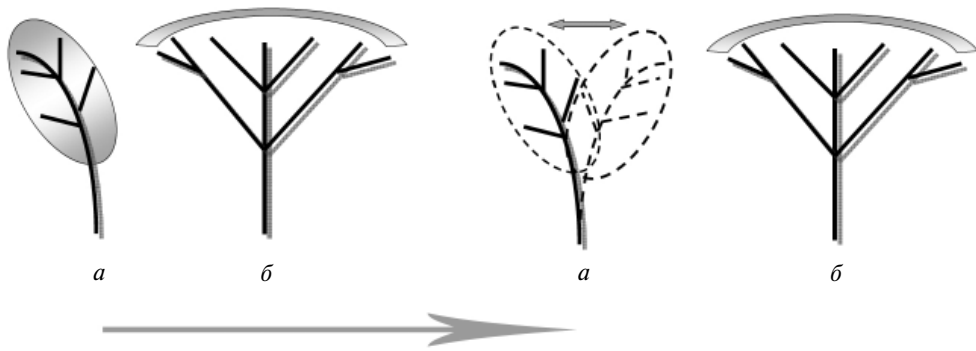


Рис. 1. Структура крони *Carpinus betulus*, *Tilia cordata* (а) та *Acer platanoides* (б), зміщення якої забезпечує вихід дерев у «вікно»

Fig. 1. Crown structures of *Carpinus betulus*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, allowing them to fill the canopy gaps

яка особина вже не може зайняти місце у цьому ярусі за наявності іншої особини, витіснити останню. Єдиний спосіб такої зміни — це «заміна шляхом заміни», що пояснюється за допомогою концепції геп-моделі. Враховуючи те, що листяні ліси вирубуються у віці 70—90 років, тобто далекому від старіння, то природним шляхом зміна за рахунок ефекту «вікон» неможлива.

Важливу роль у функціонуванні рослин відіграє архітектоніка пагона, отже і крони, яка у клена суттєво відрізняється від інших видів. На пагонах молодого підросту бука, липи чи граба листки можуть перекриватися і верхівковий пагін трохи нахилений. Така «поза кобри» з відносно вузькими обрисами і характером нахилу дає змогу залежно від зміни освітлення за рахунок обертання навколо осі «шукати» оптимальні умови для росту вгору і проникати у порівняно вузькі «вікна» (рис. 1, а). Зовсім інша архітектоніка крони у підросту клена — «поза парасольки», коли формуються 3—5 пар листкових пластинок різного розміру, які внаслідок різної довжини черешків не перекриваються, тому проекція пагонів у клена ширша, ніж в інших видів, а обертання навколо своєї осі не дає ніякого ефекту (рис. 1, б). Завдяки значній площі поверхні листків в умовах затінення клен краще забезпечує необхідний енергетичний потенціал для росту, ніж інші види, однак уже за кілька років настає момент, коли баланс енергії фотосинтезу недостатній для подальшого приросту та дихання. Енергетичні запаси збільшуються за рахунок галузнення стебла, однак бічний приріст, як правило, відстає від верхівкового і досягає кількох сантиметрів на рік, тобто є меншим, аніж розмір листкових пластинок, і вони перекриваються. Це знижує інтенсивність фотосинтезу, обсяг енергетичних потреб, отже, і нарощення біомаси. Настає критичний момент (К), коли крива фотосинтезу стабілізується, тобто енергетичний потенціал лімітується, а енергетичні потреби приросту та дихання зростають. У цій ситуації рослина не може рости вгору, бо це водночас вимагає збільшення товщини стовбура, запасів біомаси (гілок), кореневої системи, ширини крони, тобто обсягу фотосинтезуючої поверхні, а для неї не вистачає розміру «вікна».

Хоча для тіневитривалих видів, наприклад *A. platanoides*, освітленість «вікна» може бути найнижчою, але розміри «вікон» для клена мають бути значно більшими, ніж для граба, бука чи липи, і в процесі росту та виходу до верхнього ярусу клен суттєво програє іншим умброфітним видам. Вузкий і нахилений верхній пагін граба, бука чи липи забезпечує їм достатньо світла під наметом і набагато більший маневр у розвитку, тому вони потребують значно вужчого «вікна», ніж розгалужені пагони клена. Це пояснюється тим, що нахилений пагін може повертатися відповідно до падаючого світла, а в процесі росту стовбура вгору таке обертання може навіть набувати спіралеподібного характеру, внаслідок чого вершина крони за прямого потрапляння світла випрямляється і ніби вкручується у вузьке «вікно», мінімальна площа якого для граба чи бука, за нашими спостереженнями, може сягати 30—50 м² за висоти деревостану 20—25 м і віку дерев близько 70 років. З віком дерев їх висота практично не збільшується, а крона розширюється, досягаючи до 200 м² у віці понад 300 років. Стратегія росту клена зовсім інша. Він росте вгору і галузиться на зразок дихотомії. Це, як ми писали, надає йому перевагу на початкових стадіях, бо площа листкових пластинок у нього значно ширша і вони не перекриваються через різну довжину черешків, що забезпечує максимальне отримання світла під густим наметом. Проте вертикальний ріст з таким галуженням значно обмежує можливість горизонтального маневру і потребує ширшого «вікна» площею до 200 м². Аби з'явився один клен у верхньому ярусі, необхідна елімінація 4—5 дерев граба чи бука віком до 100 років, що є практично неможливим ще й через конкуренцію кореневої системи. Тому *A. platanoides* краще адаптований до росту в тіні і значно гірше — до освітлення, що ми і спостерігаємо у наших лісах.

На висоті першого ярусу (близько 20 м) крона клена повинна мати розміри, які не можуть бути «упаковані» в існуючому наметі. Встановлено, що жоден із видів дерев не може перейти від підросту до генеративного стану, зайняти верхній ярус, якщо «вікна» мають площу менше 200 м² (Заугольнова, Смирнова, 2000), оскільки вони значною мірою перекриваються гілками сусідніх дерев. Тобто для формування «вікон» необхідне випадіння одного-двох дорослих дерев.

Поява окремих дерев певного виду ще не забезпечує його домінування у фітоценозі. Іншими словами, у такий спосіб можливий вихід клена на рівень асектатора. Для формування мінімального популяційного локусу *Acer campestre* необхідно 0,7—1,2 га, *A. platanoides* — 1,2—1,6 га, тобто більша площа, ніж для граба чи липи, але за таких розмірів «вікон» здатні відновлюватися й отримують перевагу більш геліофільні види (*Carpinus betulus*, *Tilia cordata*), що формували попередні ценози. На кінцевому етапі виходу крон у верхній ярус клен суттєво програє видам родів *Fagus*, *Carpinus*, *Tilia*. Отже, він втрачає свої адаптаційні переваги.

У процесі формування фітоценозів, взаємодії між видами активну роль відіграють не лише крони, що забезпечують перевагу того чи іншого виду в отриманні світла, а й коренева система та стовбур. Ми виявили, що у різних лісових видів стовбури мають різну здатність до вигинання. Найменш гнучки-

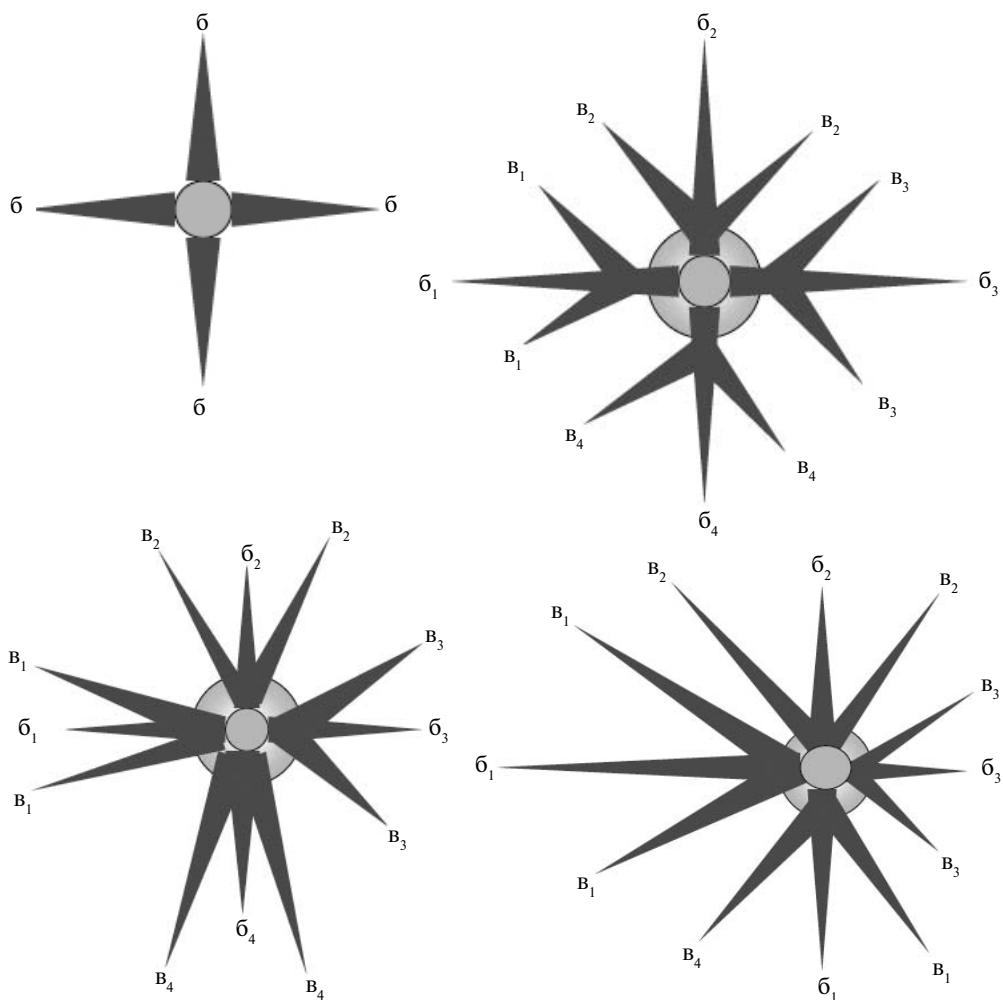


Рис. 2. Схема формування кореневої системи у процесі онтогенезу листяних порід
 Fig. 2. Root formation scheme of tree species during their ontogenesis

ми є хвойні та дуб, які майже завжди намагаються зберегти вертикальний ріст, найбільш гнучкою — липа, що зростає на схилах ярів з інтенсивними процесами денудації. Граб, бук та клен займають проміжне положення, але їх коренева система відповідним чином реагує на динаміку процесів, пов'язаних з рельєфотворенням. Кореневу систему ми досліджували у Свалявському л-ві на плескатій гірській вершині, вкритій грабово-буковим лісом віком дерев до 100 років. У цих умовах спостерігаються процеси денудації і коренева система злегка оголюється, тому добре видно її структуру (рис. 2). З ростом дерев вертикальний корінь (*a*) втрачає основні функції, а розвиваються чотири бічні (*б*). Біля основи кожного бічного кореня формується додатковий (*в*) і, таким чином, утворюється п'єдестал із 12 коренів, які добре забезпечують стійкість дерева в

умовах, коли поверхня ґрунту змінюється. За діаметра стовбура 20—30 см дерева вже сягають висоти до 20 м і входять до верхнього ярусу. У подальшому, в міру потовщення стовбура, його відповідного нахилу, посилення процесів денудації на схилах, коренева система реагує відповідним чином. В одному випадку бічні додаткові корені (*в1*) можуть мати більший, ніж в основного бічного, (*б1*) діаметр. В іншому, з нахилом стовбура вбік, бічний основний корінь (*б3*) та додаткові (*в3*) є набагато тоншими за *б1* та *в1*, які ніби протидіють нахилі стовбура. У разі змиву ґрунту їх діаметр із округлої форми стає овальним, бо наростає вниз, у бік ґрунтової поверхні. Таким чином, коренева система навіть своєю архітектонікою активно реагує на зміни поверхні ґрунту, забезпечуючи адаптацію певного виду до умов зростання та оптимальне функціонування лісових екосистем.

Місце кожного виду у фітоценозі визначається системою його адаптивних можливостей, які чутливо реагують на зміну зовнішніх умов і змінюються в процесі тривалого онтогенезу деревних рослин. Результат взаємодії видів залежить від того, наскільки той чи інший з них здатний до «упаковки» у відповідну структуру фітоценозу.

Хоча сьогодні ми спостерігаємо підвищення адаптивних можливостей видів роду *Acer* щодо захоплення ними еконіші едифікатора листяних неморальних лісів, проте біоморфологічні особливості клена не здатні це забезпечити, бо ця еконіша ще міцно втримується такими видами, як *Quercus robur*, на Правобережній Україні — *Carpinus betulus*, а на Лівобережній — *Tilia cordata*.

Чи може змінитися ситуація? Можна спрогнозувати, що сучасні глобальні тенденції змін екосистем у перспективі здатні вивести види клена на рівень едифікатора деревного ярусу, що спостерігається в окремих місцях. Цьому сприяють глобальні зміни клімату, «парниковий ефект», затемнення атмосфери, наростання евтрофікації тощо, сприятливіші для видів роду *Acer*, ніж для едифікаторів сучасних неморальних лісів, але на кінцевому етапі виходу клена на рівень едифікатора всі ці переваги втрачаються, і представники кленів не можуть конкурувати з іншими листяними породами. Така конкуренція можлива на схилах, де «вікна» стають більшими, достатніми для «упаковки» крони клена. Зокрема, на заході держави формуються ліси з участю *A. pseudoplatanus*, на сході (Сумська, Білгородська області) на крутих схилах ми спостерігали угруповання з *A. platanoides*.

Висновки

Встановлено, що у лісових деревостанах формується підріст не сучасної, а наступної фази розвитку фітоценозів, який забезпечує хід сукцесій у напрямку розвитку більш тіневитривалих, едафічно багатших угруповань. На хід сукцесій впливають різні зовнішні чинники, зокрема антропогенні, останніми десятиліттями значну роль відіграють кліматичні зміни, внаслідок чого підвищується середньозимова температура, подовжується період вегетації, що сприяє збільшенню евтрофікації та нітрифікації ґрунтів, прискоренню кругообігу азоту, транс-

формації енергії. Розвиток біотичної складової, з одного боку, спрямований на протидію впливові зовнішніх факторів, а з другого — на відтворення нової, краще адаптованої структури ценозу до екологічних умов. Зокрема, у листяних лісах найкраще адаптований до затінення *A. platanoides* завдяки більш ранньому розвитку листків, їх великій площі, адаптивній мінливості анатомічних та морфологічних ознак залежно від зміни освітлення. Однак за підходами «геп-моделі» формування деревного ярусу для клена необхідні дуже великі «вікна», тому він програє у цьому відношенні таким видам, як *Carpinus betulus*, *Tilia cordata*, хоча у майбутньому, ймовірно, ситуація може змінитися.

1. Алексеев В.А. Световой режим леса. — Л.: Наука, 1975. — 227 с.
2. Волошина Н.Ю., Біляська Н.О. Анатомічні ознаки листків з різних рівнів крони та їх пластичність у *Acer platanoides* і *A. tataricum* // Доп. НАН України. — 2009. — № 6. — С. 173—178.
3. Волошина Н.Ю., Топчій Н.М., Біляська Н.О., Дідух Я.П. Морфологічні ознаки та стан фотосинтетичного апарату листків *Acer platanoides* і *A. tataricum* з різних рівнів крони // Доп. НАН України. — 2008. — № 8. — С. 153—159.
4. Дідух Я.П. Растительный покров Горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана). — Киев: Наук. думка, 1992. — 256 с.
5. Дідух Я.П. Азот як індикатор функціонування екосистем // Наук. зап. НаУКМА. Природничі науки. — К.: Видав. дім «KM Academia», 1998. — С. 75—78.
6. Дідух Я.П. Теоретичні проблеми еволюції рослинного покриву // Ю.Д. Клепов та сучасна ботанічна наука. — К.: Фітосоціоцентр, 2002. — С. 7—26.
7. Дідух Я.П. Порівняльна оцінка енергетичних запасів екосистем України // Укр. ботан. журн. — 2007. — 64, № 2. — С. 177—194.
8. Дідух Я.П. Етюди фітоєкології. — К.: Арістей, 2008. — 268 с.
9. Долуханов А.Т. О некоторых закономерностях формирования и смен основных формаций лесной растительности Кавказа // Тр. Тбил. ботан. ин-та. — 1958. — Вып. 9. — С. 71—129.
10. Друге національне повідомлення України з питань зміни клімату. — К.: Інтерпрес ЛТД, 2006.
11. Замятнин Б.Н. Кленовые // Деревья и кустарники СССР. — Т. 4. — М.; Л., 1958. — С. 405—499.
12. Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Современные представления о структуре и динамике растительного покрова как основа для разработки методов сохранения биоразнообразия // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Научный мир, 2000. — С. 9—14.
13. Евстигнеев О.И. Отношение листовых деревьев к свету // Биол. науки. — 1991. — № 8. — С. 20—29.
14. Кохно Н.А. Клены Украины. — Киев: Наук. думка, 1982. — 184 с.
15. Левченко В.Ф. Эволюция биосферы до и после появления человека. — СПб.: Наука, 2004. — 166 с.
16. Плотников В.В. Эволюция структуры растительных сообществ. — М.: Наука, 1979. — 275 с.
17. Поплавская Г.И. К вопросу о характере верхней границы бука в Крыму // Журн. Русск. ботан. об-ва. — 1925. — 10, № 1—2. — С. 105—120.
18. Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С. Структура растительности лесной зоны СССР. — М.: Наука, 1981. — 275 с.
19. Росс Ю.К. Радиационный режим и архитектура растительного покрова. — Л.: Гидрометеоздат, 1975. — 342 с.
20. Смирнова О.В. Популяционная организация биогеоценологического покрова лесных территорий // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. — Научный мир, 2000. — С. 14—22.

21. Смирнова О.В. Реконструкция истории формирования и развития лесного пояса Восточной Европы в голоцене // Динамика современных экосистем в голоцене: Мат-лы Росс. науч. конф. (2–3 февраля 2006 г.). — М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. — С. 217–223.
22. Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Чистякова А.А. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза // Ботан. журн. — 1988. — 73, № 10. — С. 1423–1433.
23. Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В. Популяционные механизмы динамики лесных ценозов // Биол. науки. — 1989. — № 11. — С. 48–58.
24. Сукачев В.Н. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботаника. — 1942. — № 1–3. — С. 5–17.
25. Сукачев В.Н. Динамика лесных биогеоценозов // Основы лесной биогеоценологии / Под ред. В.Н. Сукачева и Н.В. Дылиса. — М.: Наука, 1964. — С. 458–486.
26. Сукачев В.Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии. — Л.: Наука, 1972.
27. Тейт Р.Л. Органическое вещество почвы. — М.: Мир, 1991. — 399 с.
28. Ткаченко М.Е. Общее лесоводство. — М.; Л., 1955. — 599 с.
29. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высшей шк. Биол. науки. — 1975. — Вып. 2. — С. 7–33.
30. Шеляг-Сосонко Ю.Р., Дидух Я.П., Дубына Д.В. и др. Прогноз растительности Украины. — Киев: Наук. думка, 1991. — 272 с.
31. Ярошенко П.Д. О сменах растительности в лесной области Закавказья // Изв. Арм. фил. АН СССР. — 1942. — 7, № 21. — С. 31–46.
32. Adamczak A. Expansion of *Acer platanoides* L. in areas freed from human impact // Biodiv. Res. Conserv. — 2006. — 3–4. — P. 333–336.
33. Boratyński A., Filipjak M. Klony — *Acer campestre* L., *Acer platanoides* L., *Acer pseudoplatanus* L. Zarys ekologii // Nasze drzewa leśne. — Poznań: Bogucki Wyd-wo Naukowe S.C., 1999. — 16. — S. 275–327.
34. Canham C.D. Different responses to gaps among shade-tolerant trees species // Ecology. — 1989. — 70, — № 3. — P. 548–550.
35. Connel J.H. Some processes affecting the species composition in forest gaps // Ecology. — 1989. — 70. — № 3. — P. 560–562.
36. Connel J.H., Lowman M.D., Noble I.R. Subcanopy gaps in temperate and tropical forests // Australian Journ. of Ecology. — 1997. — 22. — P. 163–168.
37. Faliński J. B., Pawlacyk P. Zarys ekologii // In: W. Bugala (ed.) Jesion wyniosły — *Fraxinus excelsior* L. Nasze drzewa leśne. — SORUS: Poznań-Kornik. — 1995. — 17 — S. 302–334.
38. Lorimer C.G. Relative effects of small and large disturbances on temperate hardwood forest structure // Ecology. — 1989. — 70, № 3. — P. 565–567.
39. Niinemets U., Kull O., Tenhunen J.D. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance // Tree Physiol. — 1998. — 18, № 10. — P. 681–696.
40. Special Feature: Treefall Gaps and Forests Dynamics // Ecology. — 1989. — 70, № 3. — P. 535–576.
41. The mosaic-cycle concept of ecosystems // Ecological studies. Analysis and syntesis / ed. H. Remmut. — 1991. — 85. — 168 p.
42. Yamamoto S. Gap-phase dynamics in climax forests // A review Biol. Sci. — 1981. — 33, № 1. — P. 8–16.
43. Yoshida T., Yanagisawa Y., Kamitani T. An empirical model for predicting the gap light index in an evenaged oak stand // Forest Ecology and Management. — 1998. — 109, Iss. 1–3. — P. 85–89.
44. Watt A.S. On the ecology of the British beechwoods with special reference to their regeneration. Part 2., Section 2.3. The development and structure of beech communities on the Sussex Downs // Journ. Ecol. — 1925. — 13. — P. 27–73.
45. Zazula G.D., Froese D.G., Schmege C.E. et al. Ice age steppe vegetation in East Beringia // Nature. — 2003. — 423. — P. 603.

Рекомендує до друку
Ю.Р. Шеляг-Сосонко

Надійшла 30.12.2009

Я.П. Дидух

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

КАКИМИ БУДУТ НАШИ ЛЕСА?

Сукцессии лесной растительности направлены в сторону формирования более умброфитных сообществ, эдафически более богатых по сравнению с существующими в данных условиях, о чем свидетельствует характер подроста. Особый интерес представляет *Acer platanoides*. Его леса практически отсутствуют в Украине, однако он формирует густой подрост в лесах класса Quercus-Fagetea. В статье анализируются особенности развития ветвей и листьев клена, их морфологическое и анатомическое строение, прирост, формирование ствола и корневой системы, которые обеспечивают превосходство этого вида относительно иных неморальных пород в условиях затенения. Используя подходы «геп-модели», сделан вывод, что для выхода в первый освещенный ярус клену необходимо «окно» в 2–3 раза большее, чем для *Carpinus betulus* или *Tilia cordata*, поэтому все превосходства *A. platanoides* теряются и он проигрывает в конкуренции. На склонах преимущество имеет *T. cordata*, ствол которой может сильнее изгибаться. В настоящее время в связи с изменениями окружающей среды формируются более благоприятные для *A. platanoides* условия, однако его биоморфологические особенности не соответствуют реализации этого превосходства.

К л ю ч е в ы е с л о в а: лес, сукцессия, «геп-модель», популяция, изменение климата, *Acer platanoides*.

Ya.P. Didukh

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

WHAT IS THE FUTURE OF OUR FORESTS?

Successions of forest vegetation are directed towards more umbrophytic, edaphically rich communities as compared to the ones existing under current conditions. This is indicated by the undergrowth character. Of particular interest is *Acer platanoides*, forests of which are practically absent in Ukraine; however, this species forms thick undergrowth in the woods of class Quercus-Fagetea. The article provides an analysis of characteristics of its branches and leaf blades, their morphological and anatomical structure, augmentation, formation of the stem and root systems that favors this species in relation to other nemoral species under shaded conditions. On the basis of «gap model» approaches we concluded that maple requires a «window» 2–3 times wider than *Carpinus betulus* or *Tilia cordata* to reach the first illuminated layer, and because of that all benefits of *A. platanoides* are lost, so this species loses the competition. On slopes, *T. cordata* is under favoring conditions, because its stem is capable of bending. Although today, in connection with environmental changes, favorable conditions for *A. platanoides* are forming, biomorphological features of this species cannot increase realization of these potential benefits.

К е y w o r d s: forest, succession, gapmodel, population, climate change, *Acer platanoides*.