

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГРАДИЕНТНОГО АНАЛИЗА ПРИ ИЗУЧЕНИИ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ЛЕСОВ

Скляр В.Г.

*Сумской национальной аграрный университет,  
40021, Украина, Сумы, ул. Г. Кондратьева, 160*

skvig@mail.ru

Изучено состояние естественного возобновления ясеня обыкновенного на широтном макроградиенте: Полесская – Среднерусская подпровинция Европейской широколиственно-лесной геоботанической области – Среднерусская подпровинция Европейско-Сибирской лесостепной области. На примере мелкого подроста этого вида продемонстрировано, что у молодого поколения лесобразующих пород при изменении факторов внешней среды на экологических градиентах имеет место статистически достоверное изменение статуса особей и когорт. При этом каждый из признаков, характеризующих особь или когорт, проявляет индивидуальность как в характере, так и интенсивности реагирования на изменение показателей вдоль экологических градиентов. Показано, что при изучении лесовозобновительного процесса информативным является синхронное применение прямого и непрямого градиентного анализа, в том числе и метода фитоиндикации. Как свидетельствует апробированная методика, комплексное применение популяционного подхода, а также прямого и непрямого градиентного анализа, позволяет установить экологические оптимумы для формирования и роста молодого поколения лесобразующих видов, а ведущие экологические факторы дифференцировать по степени влияния на естественное возобновление.

*Ключевые слова: естественное возобновление, прямой и непрямо́й градиентный анализ, фитоиндикация, мелкий подрост, ясен обыкновенный.*

Скляр В.Г. ВИКОРИСТАННЯ ГРАДІЄНТНОГО АНАЛІЗУ ПРИ ВИВЧЕННІ ПРИРОДНОГО ВІДНОВЛЕННЯ ЛІСІВ / Сумський національний аграрний університет, 40021, Україна, Суми, Г. Кондратьєва, 160.

Вивчено стан природного відновлення ясеня звичайного на широтному макроградієнті: Поліська – Середньоросійська підпровінції Європейської широколистяно-лісової геоботанічної області – Середньоросійська підпровінція Європейсько-Сибірської лісостепової області. На прикладі дрібного підросту цього виду продемонстровано, що в молодого покоління лісоутворювальних порід при зміні факторів навколишнього середовища на екологічних градієнтах відбувається статистично достовірна зміна статусу особин і когорт. При цьому кожна із ознак, що характеризує особину або когорт, виявляє індивідуальність як у характері, так і в інтенсивності реагування на зміну показників уздовж екологічних градієнтів. Показано, що при вивченні лісовідновлювального процесу інформативним є синхронне застосування прямого і непрямого градієнтного аналізу, у тому числі й методу фітоіндикації. Як свідчить апробована методика, комплексне застосування популяційного підходу, а також прямого і непрямого градієнтного аналізу, дозволяє встановити екологічні оптимуми для формування і росту молодого покоління лісоутворювальних видів, а провідні екологічні фактори – диференціювати за ступенем впливу на природне відновлення.

*Ключові слова: природне відновлення, прямий і непрямо́й градієнтний аналіз, фітоіндикація, дрібний підріст, ясен звичайний.*

Skliar V.G. USING GRADIENT ANALYSIS IN THE STUDY NATURAL FOREST REGROWTH / Sumy National Agricultural University, 40021, Ukraine, Sumy, G. Kondratiev str, 160.

Investigated the state natural regrowth of *Fraxinus excelsior* in the latitudinal macrogradient: Polesie – Middle Russian subprovince of European broadleaved forest geobotanical region – Middle Russian subprovince of the Euro-Siberian steppe region. The study was conducted in the following phytocenoses: *Tilietum (cordatae) impatientosum (noli-tangeris)*, *Fraxinetum (excelsioris) stellariosum (holosteeae)*, *Acereto (platanoiditis)–Tilieto (cordatae)–Quercetum (roboris) mercurialidoso (perennis)–aegopodiosum (podagrariae)*, *Fraxinetum (excelsioris) aegopodiosum (podagrariae)*, *Acereto (platanoiditis)–Tilieto (cordatae)–Fraxinetum (excelsioris) aegopodiosum (podagrariae)*. Detailed analysis was carried out for the cohort of small undergrowth. It includes plants older than 3 years and up to 50 cm. In order to characterize the status of individuals younger generation *F. excelsior* was used morphometric analysis. He was accompanied by evaluation at each plant 27 morphoparameters. At the level of cohorts was assessed their vitality structure and population density.

During the field studies for each habitat of small undergrowth was determined lighting under the forest canopy, the thickness of the humus horizon and litter pools. For more information about the characteristics of the area regrowth for all the studied habitats was conducted phytoindication of ecological regimes. We used

standardized scales fitoindikatsionnye Ya. P. Didukh. On the basis of the available data on the status of plants and cohorts small undergrowth *F. excelsior*, as well as information on the state of habitats, for a detailed assessment of the impact of ecological factors on the regrowth of of this species has been used direct and indirect gradient analysis.

It was found that the younger generation *F. excelsior* when changing factors on of ecological gradients in the main there was a statistically significant change in the status of plants and cohorts. In this case, each of the features characterizing the plants or cohorts, showing individuality as in the character and intensity of the response to changes in indicators along ecological gradients. As evidenced by approved methods, complex application population approach, as well as direct and indirect gradient analysis enables us to establish the ecological optimums for the formation and growth of the young generation of forest tree species and ecological factors leading to differentiate according to the influence on the natural regrowth.

It is shown that in the conditions the north-east of Ukraine the most significant impact on the regrowth of *F. excelsior* by factors such as lighting under the forest canopy, soil moisture, as well as thermo- and ombroclimate territory. Optimal for the formation and growth of small undergrowth *F. excelsior* are the habitat in which termoclimate estimated 8,68 – 8,77 points, quantity rainfall exceeds evaporation, soil slightly acid with moisture approximately 12 points, and the lighting under the forest canopy is 3 – 5% of the total.

*Key words: natural regrowth, direct and indirect gradient analysis, phytoindication, small undergrowth, Fraxinus excelsior.*

## ВВЕДЕНИЕ

Естественное возобновление лесов – это сложный и многоэтапный процесс, протекание которого находится под контролем прямо и косвенно действующих климатических, эдафических, биотических и антропогенных факторов. Они в своем сочетании определяют успешность прохождения каждого из этапов репродуктивного цикла и, в конечном счете, формирование и развитие молодого поколения древесных пород, завершающееся облесением территории [1, 2].

К настоящему времени накоплена обширная информация о характере влияния освещенности, погодных условий, подстилки, влажности, плодородия почв, травяного яруса, воздействия животных и хозяйственной деятельности человека на лесовозобновление [3, 4]. Несмотря на это, механизм совместного действия факторов среды обитания на молодое поколение лесообразующих видов ещё недостаточно раскрыт. Считаем, что для детальной оценки влияния отдельно взятых экологических факторов, и, особенно, их комплексного действия на процесс самоподдержания лесных фитоценозов, целесообразным является применение градиентного анализа.

Градиентный анализ изначально был разработан для изучения растительных сообществ [5, 6]. В широком понимании этим анализом называют метод выявления воздействия тех или иных факторов среды и их сочетаний на организмы. При этом термином «градиент» обозначают упорядоченный ряд возрастания или убывания значений факторов среды, а термином «ординация» процесс размещения экосистем, сообществ, популяций, видов или особей растений вдоль градиентов. Сейчас градиентный анализ весьма успешно применяется в общей экологии и ботанике, а последнее время и в популяционной биологии [7-10].

Градиенты могут быть простыми, но чаще они являются комплексными, когда вдоль градиента наблюдается изменение значений группы сопряженных между собой экологических и ценотических факторов. Поэтому в популяционной экологии возможно широкое применение двух модификаций градиентного анализа:

- а) прямой градиентный анализ, когда изучаемые экологические или ценотические факторы, действие которых на растения предполагается, регистрируются непосредственно;
- б) непрямой градиентный анализ, когда объекты анализа (особи или популяции) в зависимости от их свойств располагают в некотором пространстве, оси которого интерпретируют как факторы в зависимости от взаимного расположения объектов

анализа [11].

Общая схема градиентного анализа на уровне особей и популяций растений, разработанная В.Г. Скляр и Т.И. Мельник под руководством профессора Ю.А. Злобина, приведена на рис. 1. Процедура прямого градиентного анализа линейна и, в целом, проще в реализации, но она обладает серьезным изъяном: субъективностью учета ведущих факторов среды. Непрямой градиентный анализ ведет к явному выделению ведущего или группы ведущих факторов, но зато их не просто интерпретировать. Проблема интерпретации облегчается в случае использования нескольких методов многомерной статистики одновременно.

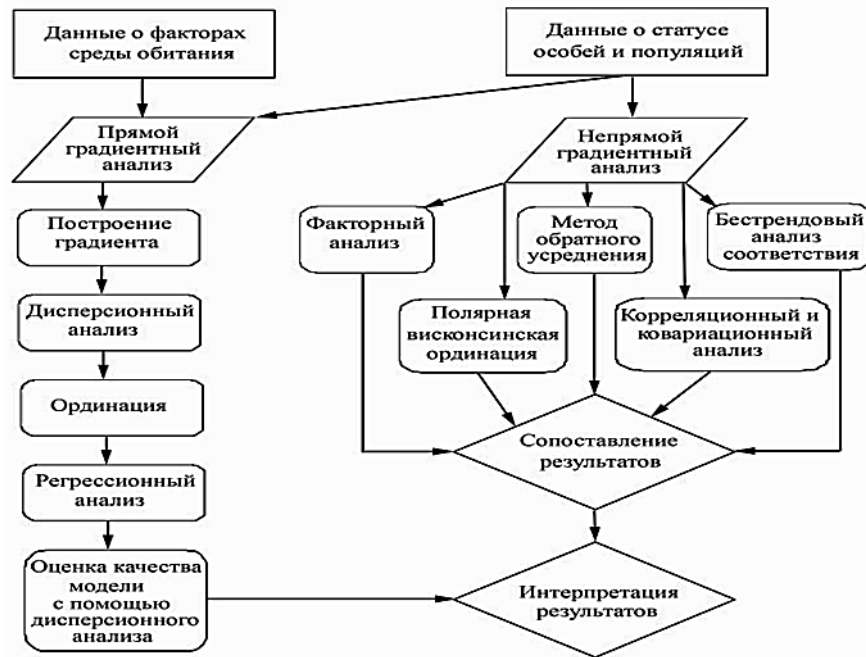


Рис. 1. Общая схема градиентного анализа при его использовании в популяционной экологии растений [11]

Основное своеобразие градиентного анализа на уровне особей и популяций растений состоит не в применяемых математических методах, а в особенностях признаков, которые характеризуют состояние объектов анализа. Выбор признаков для учета отзывчивости растений на ресурсы и условия среды обитания является одной из сложных и экологически наиболее содержательных частей градиентного анализа. Главное требование состоит в нахождении таких параметров особей и популяций, которые являются биологически значимыми и одновременно отзывчивыми на данный ресурс или данное условие жизни растений [12].

На современном этапе происходит активное развитие и усовершенствование теоретических и методологических аспектов градиентного анализа [13-15]. Он широко и эффективно используется при изучении лесных фитоценозов разных регионов [16, 17], что также свидетельствует и о целесообразности применения этого метода исследования при оценке состояния естественного возобновления лесов.

Цель нашего исследования состоит в том, чтобы с учетом оценки итогового показателя успешности самоподдержания лесных сообществ – количества и качества формирующегося под их пологом мелкого подроста, – на основе применения разных модификаций градиентного анализа, оценить действие основных экологических факторов на возобновительный процесс одного из ведущих лесобразующих видов северо-восточной Украины – ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.)

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Оценка состояния естественного возобновления *F. excelsior* на территории северо-востока Украины была проведена на примере лесных фитоценозов и их местообитаний, расположенных на следующем широтном макроградиенте: Полесская – Среднерусская подпровинции Европейской широколиственно-лесной геоботанической области – Среднерусская подпровинция Европейско-Сибирской лесостепной области. Протяженность градиента с севера на юг составила около 210 км.

В связи с тем, что часто индикатором успешности естественного возобновления выступает количество и качество мелкого подроста лесобразующих видов, сформированного под пологом фитоценозов, в процессе наших исследований детальным анализом была охвачена именно это когорта растений молодого поколения. К ней относились растения старше 3 лет и высотой до 50 см.

В процессе рекогносцировочных исследований установлено, что в Полесской геоботанической подпровинции под пологом леса встречаются только единичные, сильно угнетенные особи мелкого подроста *F. excelsior*. В связи с этим детальным анализом возобновления *F. excelsior* в пределах изучаемого региона был проведен в фитоценозах, расположенных только на территории Среднерусской лесной (*Tilietum (cordatae) impatientosum (noli-tangeris)*, *Fraxinetum (excelsioris) stellariosum (holosteae)*, *Acereto (platanoiditis) – Tilieto (cordatae) – Quercetum (roboris) mercurialidoso (perennis) – aegopodiosum (podagrariae)*) и Среднерусской лесостепной (*Fraxinetum (excelsioris) aegopodiosum (podagrariae)*, *Acereto (platanoiditis) – Tilieto (cordatae) – Fraxinetum (excelsioris) aegopodiosum (podagrariae)*) геоботанических подпровинций. Все эти сообщества являются типичными для северо-восточной Украины. В соответствии с теоретическими и методологическими аспектами применения градиентного анализа, в указанных ассоциациях была собрана информация как о статусе отдельных особей мелкого подроста *F. excelsior*, так и о состоянии их когорты в целом.

Для характеристики состояния особей молодого поколения *F. excelsior* был использован морфометрический анализ. Он сопровождался оценкой у каждого растения 27 морфопараметров. При этом из числа статических размерных показателей, например, учитывались: фитомасса особей (W) и листьев (WL), количество листьев (NL), площадь листовой поверхности (A), высота растений (h) и диаметр их стебля (d), количество боковых побегов (B), площадь листьев на единицу фитомассы особи (LAR), отношение высоты растения к диаметру стебля (HDR), отношение высоты особи к ее фитомассе (HWR), соотношение между площадью листовой поверхности и диаметром стебля (ADR). Из числа динамических морфопараметров регистрировали абсолютную скорость прироста фитомассы (AGR), высоты (AGRh), диаметра (AGRd), площади листовой поверхности (AGRa), относительный прирост фитомассы (RGR), высоты (RGRh), площади листовой поверхности (RGRa), производительность формирования листовой поверхности (LAR1, LAR2, LAR3), нетто-ассимиляцию (NAR1). Величины морфопараметров устанавливались с опорой на классические рекомендации И.В. Кармановой [18, 19], Р. Ханта [20], Ю.А. Злобина [21].

На уровне когорты мелкого подроста *F. excelsior* было проведено определение их виталитетной структуры, а также плотности растений в пределах популяционных полей (особей/га). При этом были использованы общепринятые в популяционном анализе методики [22, 23].

Непосредственно в процессе полевых исследований для каждого местообитания подроста определялась освещенность под пологом леса, толщина гумусового горизонта и подстилки. Освещенность регистрировалась с помощью люксметра Ю-116 и выражалась в процентах от полной. Закономерности влияния указанных экологических факторов на особи и когорты мелкого подроста *F. excelsior* выявляли с помощью регрессионного анализа. Качество регрессионных моделей устанавливали по значению критерия Фишера и величине

коэффициента детерминации. Расчеты выполнялись с помощью статистического пакета «TCWIN».

Для получения более полной информации о характеристиках площадей возобновления для всех изучаемых местообитаний по материалам геоботанических описаний была проведена фитоиндикация экологических режимов. Нами использовались унифицированные фитоиндикационные шкалы Я.П. Дидука [24, 25]. Обработка данных была проведена с применением специальной компьютерной программы, написанной в Институте ботаники им. Н.Г. Холодного НАНУ.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты морфометрического анализа показали, что особи мелкого подроста *F. excelsior* из разных растительных сообществ статистически достоверно отличаются величинами абсолютного большинства размерных характеристик (табл. 1). При этом в каждом из сообществ, в результате влияния комплекса эколого-ценотических факторов, формируются растения со специфической и характерной морфоструктурой.

Таблица 1 – Средние величины основных морфопараметров, учитывавшихся у мелкого подроста *Fraxinus excelsior*

Ассоциации	Морфопараметры и их единицы измерения						
	W, г	h, см	A, см <sup>2</sup>	NL, шт	d, см	LAR, см <sup>2</sup> /г	B, шт
<i>Tilietum impatientosum</i> <sup>1</sup>	7,5	24,9	345,2	8	0,52	45,7	2
<i>Fraxinetum stellariosum</i> <sup>1</sup>	6,8	28,4	418,3	6	0,43	62,6	0
<i>Acereto-Tilieto-Quercetum mercurialidoso-aegopodiosum</i> <sup>1</sup>	9,9	34,2	569,5	7	0,49	57,5	1
<i>Fraxinetum aegopodiosum</i> <sup>2</sup>	9,3	33,1	336,3	8	0,56	39,5	5
<i>Acereto-Tilieto-Fraxinetum aegopodiosum</i> <sup>2</sup>	5,5	33,0	251,0	6	0,42	49,5	2
Доверительный уровень, p	0,0003	0,0003	0,0000	0,1920	0,0002	0,0000	0,0000

Примечания: здесь и в таблице 3 обозначено:

<sup>1</sup> Сообщества из Среднерусской лесной геоботанической подпровинции

<sup>2</sup> Сообщества из Среднерусской лесостепной геоботанической подпровинции

Благодаря реализации составляющих расчетной процедуры прямого градиентного анализа установлено, что у подроста *F. excelsior* величины девятнадцати из двадцати семи учитывавшихся морфопараметров проявили статистически значимое изменение вдоль градиента освещенности. По исследуемым фитоценозам величина этой характеристики варьирует от 0,8 до 24,5% от полной. По градиенту указанного фактора наиболее существенно меняются величины таких параметров, как высота (h) и диаметр стебля (d), отношение высоты растения к диаметру стебля (HDR), площадь листьев на единицу

фитомассы особи (LAR), абсолютный прирост в высоту (AGRh), относительный прирост фитомассы (RGR), производительность формирования листовой поверхности (LAR3). Сила влияния освещенности как экологического фактора на эти параметры изменялась от 12,9 до 29,5% (табл. 2).

Таблица 2 – Дисперсионный анализ изменения основных морфопараметров мелкого подроста *Fraxinus excelsior*<sup>1</sup>

Морфопараметры	Освещенность		Толщина гумусового горизонта	
	критерий Фишера	сила влияния, (%)	критерий Фишера	сила влияния, (%)
Статические метрические				
W	5,111*	5,9	0,126	0,1
A	1,555	1,9	0,507	0,2
h	12,091*	12,9	9,421*	3,7
d	13,910*	14,5	9,002*	3,5
NL	4,738*	5,5	1,874	0,8
Статические аллометрические				
LAR	14,234*	14,8	12,094*	4,7
HDR	13,143*	13,8	60,491*	19,6
HWR	7,467*	8,3	14,274*	5,4
ADR	1,704	2,0	4,275*	1,7
Динамические метрические				
AGR	0,354	0,7	3,950	2,7
AGRa	2,367	4,8	0,082	0,1
AGRh	13,501*	29,5	1,171	1,0
AGRd	7,624*	8,5	1,125	1,0
RGR	9,954*	17,4	0,035	0,1
RGRa	1,230	2,6	28,100*	16,3
RGRh	0,478	1,0	0,005	0,1
Динамические аллометрические				
LAR1	1,646	3,4	11,436*	7,4
LAR2	4,020*	7,9	1,451	0,1
LAR3	12,656*	21,1	30,158*	17,3
NAR1	1,440	0,3	0,096	0,1

Примечания: <sup>1</sup> Звездочкой отмечены значения критерия Фишера, достоверные на уровне 95 % и более.

Характер изменения морфопараметров мелкого подроста *F. excelsior* вдоль градиента освещенности описывается разнообразными математическими моделями: линейной, мультипликативной, экспоненциальной и др. Для большинства размерных величин эти модели обеспечивают статистическую достоверность аппроксимации на уровне 90 % и более.

При этом увеличение освещенности под пологом леса сопровождается возрастом растений значений показателей, характеризующих состояние листовой поверхности (WL, A, NL), а также абсолютную и относительную скорости формирования фитомассы (AGR и RGR), листовой поверхности (AGRa и RGRa), абсолютную скорость роста в высоту (AGRh) и нетто-ассимиляцию (NAR).

Нарастание скорости роста (особенно в высоту) и увеличение олиствлённости – это две основные тенденции, проявляющие себя в морфогенезе молодого поколения *F. excelsior*, при увеличении освещенности. Ее возрастание сопровождается и повышением жизнеспособности растений. В целом, результаты прямого градиентного анализа, применённого для этого фактора, свидетельствуют, что оптимальной для появления, роста и развития мелкого подроста *F. excelsior* является освещенность, равная 3 – 5% от полной.

Из числа эдафических факторов значительное влияние на ход лесовозобновительного процесса обычно оказывают характер и мощность подстилки, а также уровень плодородия почв [4]. Толщина подстилки в исследуемых фитоценозах изменялась от 1 до 4 см. Дисперсионный анализ данных о зависимости состояния подростка от мощности подстилки показал, что из числа признаков, характеризующих состояние особей или когорт, мощность подстилки наиболее существенно отражается на популяционной плотности подростка *F. excelsior*. При этом значение показателя «сила влияния фактора» достигает 18,7% (при величине критерия Фишера 8,201 и доверительном уровне 0,0000). Нарастание толщины подстилки обычно сопровождается уменьшением количества подростка на площадях возобновления.

В границах исследуемых фитоценозов у дерново-подзолистых почв мощность гумусового горизонта составляет 8-20 см, серых лесных – 15-38 см. У особей *F. excelsior* статистически значимо вдоль градиента плодородия почв изменяются величины девяти (h, d, LAR, HDR, HWR, ADR, RGRa, LAR1, LAR3) параметров. Сила влияния этого фактора на размерные параметры молодого поколения *F. excelsior* в большинстве случаев незначительна и не превышает 17,3% (табл. 2).

Благодаря применению фитоиндикации для каждого местообитания подростка *F. excelsior* получена информация о характеристиках семи экологических факторов (термоклимате и омброклимате, влажности, кислотности, засоленности почв, а так же о содержании в них азота и кальция). Каждый из них способен оказать существенное влияние как на состояние лесных экосистем в целом, так и когорт подростка и, соответственно, на весь ход естественного возобновления [26, 27].

Как свидетельствуют полученные результаты (табл. 3), местообитаниям подростка *F. excelsior* в условиях северо-востока Украины свойственен субаридный тип омбродрежима. Однако если в фитоценозах Среднерусской лесной подпровинции испаряемость меньше количества выпадающих осадков, то в растительных сообществах, расположенных южнее параллели 51°с.ш. (*Fraxinetum (excelsioris) aegopodiosum (podagrariae)*, *Acereto (platanoiditis) – Tilieto (cordatae) – Fraxinetum (excelsioris) aegopodiosum (podagrariae)*), коэффициент увлажнения не превышает 1. По терморегиму исследуемые местообитания относятся к суббореальной термозоне. По влажности они являются переходными от сухолесолугового типа, которому свойственно полное весеннее промывание почв, дополняемое на склонах транзитным стоком и проявляющимся во второй половине лета дефицитом влаги, к влажнолесолуговому, характеризующимся увлажнением капиллярно-подпертой водой. В границах исследуемых фитоценозов почвы имеют рН в пределах 6,0-6,5. В большинстве случаев почвы рассматриваемых местообитаний бедны минеральным азотом (содержат его 0,2-0,3 %).

Таблица 3 – Результаты фитоиндикации экологических факторов для местообитаний мелкого подростка *Fraxinus excelsior*<sup>1</sup>

Ассоциации	Экологические факторы						
	термо-климат	омбро-климат	влажность почв	кислотность почв	количество N	количество Ca	засоленность почв
<i>Tilietum impatientosum</i> <sup>1</sup>	8,66	8,26	12,19	7,61	6,68	5,48	6,45
<i>Fraxinetum stellariosum</i> <sup>1</sup>	8,62	8,09	11,99	8,03	6,42	5,52	6,36
<i>Acereto – Tilieto – Quercetum mercurialidoso – aegopodiosum</i> <sup>1</sup>	8,68	8,26	12,02	8,15	6,65	5,53	6,46
<i>Fraxinetum aegopodiosum</i> <sup>2</sup>	8,80	8,04	11,97	8,24	7,07	5,86	6,71
<i>Acereto – Tilieto – Fraxinetum aegopodiosum</i> <sup>2</sup>	8,70	8,12	12,06	8,30	7,05	5,43	6,47

Примечание: <sup>1</sup>Результаты даны по унифицированным экологическим шкалам Я.П. Дидуха, в баллах.

Полученные данные согласуются с ранее накопленной информацией о распределении величин экологических факторов в целом по Украине и по территории северо-восточной Украины в частности [24].

С целью получения информации о характере совместного действия экологических факторов на состояние возобновления *F. excelsior* была реализована расчетная процедура непрямого градиентного анализа с использованием полярной висконсинской ординации. Она, в свою очередь, опиралась на обобщенные данные о состоянии когорт мелкого подроста, в том числе на показатели их виталитетной структуры и популяционной плотности (табл. 4).

Таблица 4 – Информация о состоянии когорт мелкого подроста *Fraxinus excelsior*

Ассоциации	Доля особей разного виталитета			Индекс качества когорты	Качественный тип когорты	Средняя популяционная плотность особей подроста (тыс.шт./га)
	класс «с»	класс «b»	класс «a»			
<i>Tilietum impatientosum</i> <sup>1</sup>	0,46	0,24	0,30	0,27	равновесная	40,2
<i>Fraxinetum stellariosum</i> <sup>1</sup>	0,28	0,36	0,36	0,36	процветающая	172,0
<i>Acereto – Tilieto – Quercetum mercurialidoso – egopodiosum</i> <sup>1</sup>	0,22	0,22	0,56	0,39	процветающая	18,8
<i>Fraxinetum aegopodiosum</i> <sup>2</sup>	0,68	0,22	0,10	0,16	депрессивная	56,0
<i>Acereto – Tilieto – Fraxinetum aegopodiosum</i> <sup>2</sup>	0,80	0,14	0,06	0,10	депрессивная	8,1

В соответствии с идеей и методологией полярной висконсинской ординации были определены когорты мелкого подроста *F. excelsior* по своим характеристикам занимающие крайние (полярные) точки в многомерном пространстве экологических факторов, а также когорты, которые располагаются между ними (рис. 2). В процессе интерпретации полученных данных производилось сравнение результатов оценки каждого из популяционных признаков, фитоиндикации и собственно полярной висконсинской ординации.

По результатам проведенных исследований установлено, что термоклимат и уровень плодородия почв – это факторы, усложняющие возобновление *F. excelsior* в Полесье и смещающие его на юг северо-востока Украины: в Среднерусскую лесную и лесостепную подпровинции. Наиболее успешно возобновление этого вида протекает в переходной зоне от Среднерусской лесной к Среднерусской лесостепной. Обусловлено это тем, что на этой территории под влиянием гидросистемы реки Сейм сложилось оптимальное для подроста ясеня обыкновенного сочетание влажности почв и омброклимата. В свою очередь, нарастание аридности климата к югу от этой местности выступает одной из главных причин, препятствующих успешному возобновлению *F. excelsior* в условиях Среднерусской лесостепной подпровинции.

Оптимальными для успешного возобновления *F. excelsior* на северо-востоке Украины являются местообитания, в которых термоклимат оценивается 8,68-8,77 баллами, количество осадков превышает испаряемость, почвы слабокислые с влажностью на уровне 12 баллов, а освещенность под пологом леса составляет 3-5 % от полной. В таких фитоценозах, как в ассоциации *Fraxinetum (excelsioris) stellariosum (holosteaе)*, даже на почвах, относительно небогатых азотом и кальцием, происходит формирование многочисленного и качественного подроста *F. excelsior*.



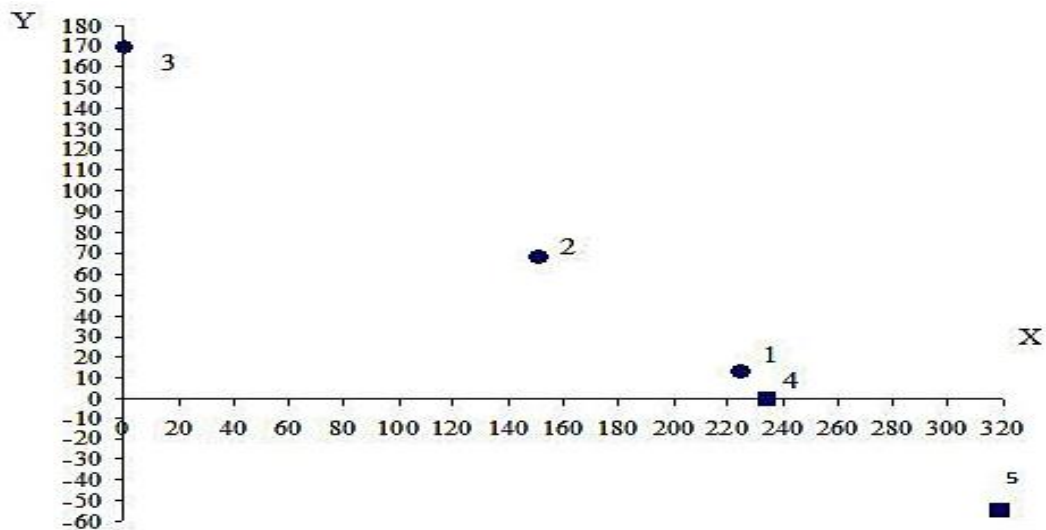


Рис. 2. Расположение когорт мелкого подроста *Fraxinus excelsior* в пространстве осей полярной висконсинской ординации (1 – когорта из ассоциации *Tilietum (cordatae) impatientosum (noli-tangeris)*, 2 – *Fraxinetum (excelsioris) stellariosum (holosteae)*, 3 – *Acereto (platanoiditis) – Tilieto (cordatae) – Quercetum(roboris) mercurialidoso (perennis) – aegopodiosum (podagrariae)*, 4 – *Fraxinetum (excelsioris) aegopodiosum (podagrariae)*, 5 – *Acereto (platanoiditis) – Tilieto(cordatae) – Fraxinetum (excelsioris) aegopodiosum (podagrariae)*); 1-3 – ассоциации из Среднерусской лесной геоботанической подпровинции, 4-5 – ассоциации из Среднерусской лесостепной геоботанической подпровинции.

Комплексное применение популяционного анализа, а также прямого и непрямого градиентного анализа, позволило осуществить дифференциацию ведущих экологических факторов по степени их влияния на мелкий подрост *F. excelsior* и в целом на возобновление этого вида (табл. 5).

Таблица 5 – Характер влияния ведущих почвенно-климатических факторов на возобновление *Fraxinus excelsior* на территории северо-восточной Украины<sup>1</sup>

Вид	Экологические факторы							
	освещенность	термо-климат	омбро-климат	состояние почв				
				влажность	кислотность	содержание N	содержание Ca	засоленность
<i>F. excelsior</i>	+++	+++	+++	+++	++	++	+	-

Примечания: <sup>1</sup> +++ – фактор оказывает чрезвычайно сильное влияние; ++ – фактор оказывает существенное влияние; + – фактор оказывает слабое влияние; - – фактор не оказывает влияния.

В дальнейшем на основе использования результатов исследований, представленных в этой публикации, планируется осуществить прогнозирование состояния лесных фитоценозов северо-восточной Украины, в том числе определить основные тенденции динамики сообществ, в состав древостоев которых входит *F. excelsior*. Таким образом, перспективным направлением научной работы по рассмотренной проблеме является установление характера сукцессионных изменений в лесах исследуемого региона, и, на основе этих данных, разработка теоретических и методических подходов по обеспечению устойчивого функционирования лесных сообществ.

## ВЫВОДЫ

1. На примере мелкого подроста *F. excelsior* показано, что у молодого поколения лесообразующих видов на градиентах ведущих экологических в основном имеет место статистически достоверное изменение статуса особей и когорт. При этом каждый из признаков, характеризующих особь или когорту, проявляет индивидуальность как в характере, так и в интенсивности реагирования на изменение показателей вдоль экологических градиентов.
2. При изучении лесовозобновительного процесса информативным является комплексное применение прямого и непрямого градиентного анализа, а также метода фитоиндикации.
3. Как свидетельствует апробированная методика, использование популяционного подхода, а также прямого и непрямого градиентного анализа, позволяет установить экологические оптимумы для формирования и роста молодого поколения лесообразующих видов, а ведущие экологические факторы – дифференцировать по степени влияния на естественное возобновление.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Спурр С. Г. Лесная экология / С. Г. Спурр, Б. В. Барнес. – М. : Лесная пром-сть, 1984. – 479 с.
2. Злобин Ю. А. Популяционное и ценоотическое регулирование репродукции / Ю.А. Злобин // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции [в 3 т.] – Т. 3. Система репродукции. – СПб : Мир и семья, 2000. – С. 428-432.
3. Рысин Л. П. Влияние лесной растительности на естественное возобновление древесных пород под пологом леса / Л.П. Рысин // Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ его роста. – М. : Наука, 1970. – С. 7-54.
4. Мелехов И.С. Лесоведение / И.С. Мелехов. – М. : Лесная пром-сть, 1980. – 405 с.
5. Whittaker R.H. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: A Gradient Analysis of the South Slope / R.H. Whittaker, W.A. Niering // Ecological Society of America. – 1965. – Vol. 46, № 4. – P. 429-452.
6. Whittaker R.H. Gradient analysis of vegetation / R.H. Whittaker // Biological Reviews. – 1967. – Vol. 42. – P. 207-264.
7. Василевич В. И. Ординация видов растений по градиенту влажности / В.И. Василевич, Т.В. Бибилова // Взаимосвязи компонентов лесов и болот экосистем средней тайги Предуралья. – Л., 1980. – С. 87-92.
8. Карпов Д.Н. Градиентный анализ галофитных лугов пойм Башкирии / Д.Н. Карпов // Ученые записки Башкирского университета. – 1971. – Вып. 52. – С. 164-180.
9. Баштовой Н.Г. Ценопопуляции травянистых растений широколиственных лесов в условиях рекреационных нагрузок: дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Баштовой Николай Григорьевич. – Сумы, 1992. – 264 с.
10. Кирильчук К.С. Вікова та віталітетна структура популяцій бобових на заплавних луках р. Псел (лісостепова зона) в умовах господарського користування / К.С. Кирильчук // Укр. ботан. журн. – 2007. – Т. 64, № 3. – С. 418-425.
11. Злобин Ю.А. Концепция континуума и градиентный анализ на уровне особей и популяций растений / Ю.А. Злобин, В.Г. Складар, Т.И. Мельник // Журн. общ. биол. – 1996. – Т. 56, № 6. – С. 684-694.
12. Складар В.Г. Редкие виды растений в условиях оптимума и эколого-ценоотического стресса / В.Г. Складар // Популяции редких видов растений : теоретические основы и методика

- изучения. – Сумы : Университетская книга, 2013. – С. 261-297.
13. Prodon R. Breeding Avifauna of a Mediterranean Succession: The Holm oak and Cork Oak Series in the Eastern Pyrenees. 1. Analysis and Modelling of the Structure Gradient / R. Prodon, J.-D. Lebreton-Breeding // *Oikos*. – 1981. – Vol. 37, Fasc. 1. – P. 21-38.
  14. Austin M. P. New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures / M.P. Austin, R.B. Cunningham, P.M. Fleming // *Advances in vegetation science*. – 1985. – Vol. 7. – P. 31-47.
  15. Cajo J.F. A Theory of Gradient Analysis / J.F. Cajo, T. Braak, I.C. Prentice // *Advances in Ecological Research*. – 1988. – Vol. 18. – P. 271-317.
  16. Peet R.K. A Gradient Analysis of Southern Wisconsin Forests / R.K. Peet, O.L. Loucks // *Ecological Society of America*. – 1977. – Vol. 58, № 3. – P. 485-499.
  17. Ohmann J.L. Spies regional gradient analysis and spatial pattern of woody plant communities of Oregon forests / J.L. Ohmann, T.A. Spies // *Ecological Monographs*. – 1998. – Vol. 68, Issue 2. – P. 151-182.
  18. Карманова И.В. Экспериментальное изучение роста и развития подроста ели, сосны и клена при различных режимах питания и освещенности / И.В. Карманова // *Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ его роста*. – М. : Наука. – 1970. – С. 54-85.
  19. Карманова И. В. Математические методы изучения роста и продуктивности растений / И.В. Карманова. – М. : Наука, 1976. – 222 с.
  20. Hunt R. Plant growth analysis / R. Hunt. – London : Arnold, 1978. – 67 p.
  21. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений / Ю.А.Злобин. – Казань : Изд-во Казанского ун-та, 1989. – 146 с.
  22. Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений / Ю.А. Злобин // *Ботан. журн.* – 1989. – Т. 74, № 6. – С. 769–780.
  23. Злобин Ю.А. Популяционная экология растений : современное состояние, точки роста / Ю.А. Злобин. – Сумы : Университетская книга, 2009. – 263 с.
  24. Дідух Я.П. Фітоіндикація екологічних факторів / Я.П. Дідух, П.Г. Плюта. – К. : Наукова думка, 1994. – 280 с.
  25. Didukh Ya.P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication / Ya.P. Didukh. – K. : Phytosociocentre, 2011. – 176 p.
  26. Крамер П. Физиология древесных растений / П. Крамер, Т. Козловский. – М. : Гослесбумиздат, 1963. – 627 с.
  27. Лархер В. Экология растений / В. Лархер. – М. : Мир, 1978. – 384 с.

#### REFERENCES

1. Spurr S.G. Lesnaya ekologiya / S.G. Spurr, B.V. Barnes. – М. : Lesnaya prom-st', 1984. – 479 s.
2. Zlobin Yu.A. Populyatsionnoe i tsenoticheskoe regulirovanie reproduksii / Yu.A. Zlobin // *Embriologiya tsvetkovykh rastenii. Terminologiya i kontseptsii [u 3 t.]* – Т. 3. Sistema reproduksii. – SPb : Mir i sem'ja, 2000. – S. 428-432.
3. Rysin L.P. Vliyanie lesnoi rastitel'nosti na estestvennoe vozobnovlenie drevesnykh porod pod pologom lesa / L.P. Rysin // *Estestvennoe vozobnovlenie drevesnykh porod i kolichestvennyi analiz ego rosta*. – М. : Nauka. – 1970. – S.7-54.
4. Melekhov I.S. Lesovedenie / I.S. Melekhov. – М. : Lesnaya prom-st', 1980. – 405 s.
5. Whittaker R.H. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: A Gradient Analysis of the South Slope / R.H. Whittaker, W.A. Niering // *Ecological Society of America*. – 1965. – Vol. 46, № 4. – P. 429-452.

6. Whittaker R.H. Gradient analysis of vegetation / R.H. Whittaker // *Biological Reviews*. – 1967. – Vol. 42. – P. 207-264.
7. Vasilevich V.I. Ordinatsiya vidov rastenii po gradientu vlazhnosti / V.I. Vasilevich, T.V. Bibikova // *Vzaimosvyazi komponentov lesov i bolot ekosistem srednei taigi Predural'ya*. – L., 1980. – S.87-92.
8. Karpov D.N. Gradientnyi analiz galofitnykh lugov poim Bashkirii / D.N. Karpov // *Uchenye zapiski Bashkirskogo universiteta*. – 1971. – Vyp. 52. – S. 164-180.
9. Bashtovoi N.G. Tsenopopulyatsii travyanistykh rastenii shirokolistvennykh lesov v usloviyakh rekreatsionnykh nagruzok: dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.05 / Bashtovoi Nikolai Grigor'evich. – Sumy, 1992. – 264 s.
10. Kiril'chuk K.S. Vikova ta vitalitetna struktura populyatsii bobovikh na zaplavnikh lu-kakh r. Psel (lisostepova zona) v umovakh gospodars'kogo koristuvannya / K.S. Kiril'chuk // *Ukr. botan. zhurn.* – 2007. – T. 64, № 3. – S. 418-425.
11. Zlobin Yu.A. Kontseptsiya kontinuumu i gradientnyi analiz na urovne osobei i populyatsii rastenii / Yu.A. Zlobin, V.G. Sklyar, T. I. Mel'nik // *Zhurn. obshch. biol.* – 1996. – T. 56, № 6. – S. 684-694.
12. Sklyar V.G. Redkie vidy rastenii v usloviyakh optimuma i ekologo-tsenoticheskogo stressa / V.G. Sklyar // *Populyatsii redkikh vidov rastenii : teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya*. – Sumy : Universitetskaya kniga, 2013. – S. 261-297.
13. Prodon R. Breeding Avifauna of a Mediterranean Succession: The Holm oak and Cork Oak Series in the Eastern Pyrenees. 1. Analysis and Modelling of the Structure Gradient / R. Prodon, J.-D. Lebreton-Breeding // *Oikos*. – 1981. – Vol. 37, Fasc. 1. – P. 21-38.
14. Austin M.P. New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures / M.P. Austin, R.B. Cunningham, P.M. Fleming // *Advances in vegetation science*. – 1985. – Vol. 7. – P. 31-47.
15. Cajo J.F. A Theory of Gradient Analysis / J.F. Cajo, T. Braak, I.C. Prentice // *Advances in Ecological Research*. – 1988. – Vol. 18. – P. 271-317.
16. Peet R.K. A Gradient Analysis of Southern Wisconsin Forests / R.K. Peet, O.L. Loucks // *Ecological Society of America*. – 1977. – Vol. 58, № 3. – P. 485-499.
17. Ohmann J. L. Spies regional gradient analysis and spatial pattern of woody plant communities of Oregon forests / J.L. Ohmann, T.A. Spies // *Ecological Monographs*. – 1998. – Vol. 68, Issue 2. – P. 151-182.
18. Karmanova I.V. Eksperimental'noe izuchenie rosta i razvitiya podrosta eli, sosny i klena pri razlichnykh rezhimakh pitaniya i osveshchennosti / I.V. Karmanova // *Estestvennoe vozobnovlenie drevesnykh porod i kolichestvennyi analiz ego rosta*. – M. : Nauka, 1970. – S. 54-85.
19. Karmanova I.V. Matematicheskie metody izucheniya rosta i produktivnosti rastenii / I.V. Karmanova. – M. : Nauka, 1976. – 222 s.
20. Hunt R. Plant growth analysis / R. Hunt. – London : Arnold, 1978. – 67 p.
21. Zlobin Yu.A. Printsyy i metody izucheniya tsenoticheskikh populyatsii rastenii / Yu.A. Zlobin. – Kazan' : Izd-vo Kazanskogo un-ta, 1989. – 146 s.
22. Zlobin Yu.A. Teoriya i praktika otsenki vitalitetnogo sostava tsenopopulyatsii rastenii / Yu.A. Zlobin // *Botan. zhurn.* – 1989. – T. 74, № 6. – S.769-780.
23. Zlobin Yu.A. Populyatsionnaya ekologiya rastenii : sovremennoe sostoyanie, tochki ros-ta / Yu.A. Zlobin. – Sumy : Universitetskaya kniga, 2009. – 263 s.
24. Didukh Ya.P. Fitoindikatsiya ekologichnikh faktoriv / Ya.P. Didukh, P.G. Plyuta. – K. : Nau-kova dumka, 1994. – 280 s.
25. Didukh Ya.P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in syn-phytoindication / Ya.P. Didukh. – K. : Phytosociocentre, 2011. – 176 p.
26. Kramer P. Fiziologiya drevesnykh rastenii / P. Kramer, T. Kozlovskii. – M. : Gosles-bumizdat, 1963. – 627 s.
27. Larkher V. Ekologiya rastenii / V. Larkher. – M. : Mir, 1978. – 384 s.