

OLES HONCHAR DNIPROPETROVSK NATIONAL UNIVERSITY
(UKRAINE)

«TELEPRESINFORM» AGENCY (UKRAINE)

CORDOBA UNIVERSITY (SPAIN)

SCIENTIFIC COUNCIL FOR SOIL SCIENCE ISSUES
OF NAS OF UKRAINE (UKRAINE)

WITH THE ASSISTANCE OF:
RESEARCH AND TRAINING CENTER OF O. HONCHAR DNU –
A. L. BELGARD PRYSAMARYA BIOSPHERIC STATION

ECOLOGY AND NOOSPHEROLOGY

Vol. 28 2017
no. 1–2

Scientific Journal
Founded in 1995

www.uenj.cv.ua

Kyiv – Dnipro
2017

EDITORIAL BOARD:

N. V. Polyakov (Editor-in-Chief); *J. M. Recio Espejo* (Associate Editor); *J. G. Ray* (Associate Editor); *K. M. Sytnik* (Associate Editor); *V. G. Radchenko* (Associate Editor); *V. V. Morgun* (Associate Editor); *A. V. Bogovin* (Associate Editor); *V. M. Petrenko* (Associate Editor); *V. A. Nikorych* (Associate Editor); *V. A. Gorban* (Managing Editor); *N. A. Bilova*; *M. K. Chartko*; *Yu. M. Chornobai*; *S. G. Chorny*; *Ya. P. Diduh*; *O. Z. Glukhov*; *F. Gurbuz*; *A. V. Elska*; *I. G. Emelyanov*; *A. V. Ivashov*; *V. V. Khutorynyj*; *I. Yu. Kostikov*; *N. R. Korpeyev*; *S. S. Kostyshin*; *A. A. Kotchubey*; *I. A. Mal'tseva*; *M. D. Mel'nichuk*; *S. L. Mosyakin*; *Ya. I. Movchan*; *L. P. Mytsyk*; *E. Nevo*; *V. V. Nykyforov*; *V. I. Parpan*; *V. D. Romanenko*; *S. S. Rudenko*; *V. V. Shvartau*; *Yu. R. Shelyag-Sosonko*; *Gu Siyu*; *S. Skiba*; *O. O. Sozynov*; *P. C. Srivastava*; *E. Strbova*; *I. V. Tsarik*; *N. N. Tsvetkova*; *S. P. Wasser*; *Yu. P. Zaytsev*; *V. M. Zverkovsky*.

FOREIGN MEMBERS OF EDITORIAL BOARD:

J. G. Ray (Associate Editor); *J. M. Recio Espejo* (Associate Editor); *M. K. Chartko*; *F. Gurbuz*; *N. R. Korpeyev*; *E. Nevo*; *Gu Siyu*; *S. Skiba*; *P. C. Srivastava*; *E. Strbova*.

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ:

Чл.-кор. НАНУ, д-р фіз.-мат. наук **М. В. Поляков** (голов. редактор); акад. УЕАН, д-р біол. наук **J. M. Recio Espejo** (заст. голов. редактора, Іспанія); акад. УЕАН, д-р біол. наук **J. G. Ray** (заст. голов. редактора, Індія); акад. НАНУ, д-р біол. наук **К. М. Ситник** (заст. голов. редактора); акад. НАНУ, д-р біол. наук **В. Г. Радченко** (заст. голов. редактора); канд. біол. наук **В. А. Нікорич** (заст. голов. редактора); акад. НАНУ, д-р біол. наук **В. В. Моргун** (наук. редактор); д-р біол. наук **А. В. Боговін** (наук. редактор); канд. іст. наук **В. М. Петренко** (наук. редактор); канд. біол. наук **В. А. Горбань** (відп. секретар); д-р біол. наук **Н. А. Білова**; чл.-кор. НАНУ, д-р біол. наук **С. П. Вассер**; чл.-кор. НАНУ, д-р біол. наук **О. З. Глухов**; д-р біол. наук **Gu Siyu** (Китай); д-р біол. наук **F. Gurbuz** (Туреччина); чл.-кор. НАНУ, д-р біол. наук **Я. П. Дідух**; чл.-кор. НАНУ, д-р біол. наук **І. Г. Ємельянов**; акад. НАНУ, д-р біол. наук **Г. В. Єльська**; акад. НАНУ, д-р біол. наук **Ю. П. Зайцев**; д-р біол. наук **В. М. Зверковський**; д-р біол. наук **А. В. Івашов**; акад. АН Туркменістану, д-р біол. наук **Н. Р. Корпеев** (Туркменістан); д-р біол. наук **І. Ю. Костіков**; д-р біол. наук **С. С. Костишин**; д-р фіз.-мат. наук **О. О. Кочубей**; д-р біол. наук **І. А. Мальцева**; акад. НААНУ, д-р біол. наук **М. Д. Мельничук**; д-р біол. наук **Л. П. Мицик**; д-р біол. наук **Я. І. Мовчан**; чл.-кор. НАНУ, д-р біол. наук **С. Л. Мосякін**; акад. НАНУ, д-р біол. наук **E. Nevo** (Ізраїль); д-р біол. наук **В. В. Нікіфоров**; д-р біол. наук **В. І. Парпан**; акад. НАНУ, д-р біол. наук **В. Д. Романенко**; д-р біол. наук **С. С. Руденко**; д-р біол. наук **С. Скіба** (Польща); акад. НАНУ, акад. НААНУ, д-р с.-г. наук **О. О. Созінов**; д-р біол. наук **P. C. Srivastava** (Індія); канд. техн. наук **В. В. Хutorynyj**; д-р біол. наук **Й. В. Царик**; д-р біол. наук **Н. М. Цвєткова**; д-р геогр. наук **М. К. Чертко** (Білорусь); д-р с.-г. наук **С. Г. Чорний**; д-р біол. наук **Ю. М. Чорнобай**; чл.-кор. НАНУ, д-р біол. наук **В. В. Шварттау**; акад. НАНУ, д-р біол. наук **Ю. Р. Шеляг-Сосонко**; канд. біол. наук **Е. Штрбова** (Словаччина).

ІНОЗЕМНІ ЧЛЕНИ РЕДАКЦІЙНОЇ КОЛЕГІЇ:

Акад. УЕАН, д-р біол. наук **J. M. Recio Espejo** (Іспанія); акад. УЕАН, д-р біол. наук **J. G. Ray** (Індія); д-р біол. наук **Gu Siyu** (Китай); д-р біол. наук **F. Gurbuz** (Туреччина); акад. АН Туркменістану, д-р біол. наук **Н. Р. Корпеев** (Туркменістан); акад. НАНУ, д-р біол. наук **E. Nevo** (Ізраїль); д-р біол. наук **С. Скіба** (Польща); д-р біол. наук **P. C. Srivastava** (Індія); д-р геогр. наук **М. К. Чертко** (Білорусь); канд. біол. наук **Е. Штрбова** (Словаччина).

*Рекомендовано до друку Вченою радою
Дніпропетровського національного університету ім. О. Гончара
(протокол № 8 від 22.12.2016 р.)*

Адреса редколлегии: Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, просп. Гагаріна, 72, м. Дніпропетровськ, Україна, 49010; ТОВ «Агентство «Телепресінформ», вул. Івана Кудрі, 26, м. Київ, Україна; *Телефони:* (056) 792-78-82, (0562) 76-83-81. *Web-сторінка:* www.uenj.cv.ua. *E-mail:* ecologgrunt@yahoo.com

© Дніпропетровський національний університет ім. О. Гончара, 2017
© ТОВ «Агентство «Телепресінформ», 2017

TABLE OF CONTENTS

THEORETICAL AND PRACTICAL ISSUES OF ECOLOGY

<i>Rudenko S. S., Dzenzerska O. N.</i> Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of rivers in the light of Redfield ratio	5
<i>Pomohaibo V. M., Orlova L. D., Vlasenko N. A.</i> Free DNA in nature as a tool of ecological monitoring of the environment	17
<i>Baranovski B. A.</i> Differentiation of new coenomorph in context of the Belgard's ecomorph system development	28

BIOGEOCENOLOGY, GEOBOTANY AND PHYTOCENOLOGY

<i>Parpan T. V.</i> Cenopopulation structure of climax forest stands of formation of beech forests in Ukrainian Carpathians	36
<i>Holyk H. M., Goncharenko I. V.</i> Syntaxonomy, synphytoindication analysis and anthropogenic transformation of forest vegetation in Kyiv city	49

THE STUDY OF THE URBAN ENVIRONMENT

<i>Shugurov O. O., Novoselova A. P.</i> Modern distribution of waves with frequency 2,4 GHz on the territory of the Dnipro city	64
<i>Klymenko V. M.</i> Lichen indication air quality Skadovsk town	74

BIOREMEDIATION OF ENVIRONMENT

<i>Moroz O. M., Hnatush S. O., Bohoslavets Ch. I., Hrytsun' T. M., Borsukevych B. M.</i> The influence of potassium dichromate on dissimilatory reduction of sulfate and nitrate ions by bacteria <i>Desulfovibrio</i> sp.	84
---	----

ECOLOGICAL SOIL SCIENCE

<i>Gorban V. A.</i> Physical properties of soils as a component of the characteristics of forest-growing conditions in the steppe zone of Ukraine	96
---	----

REVIEWS

<i>Tsaryk Y. V., Parpan V. I., Nykyforov V. V., Tsaryk I. Y.</i> Collective monograph dedicated to the results of 65-year long research of natural and artificial biogeocoenoses under the conditions of steppe by collective of the complex expedition of Oles Honchar Dnipropetrovsk National University after the editorship of Travleyev A. P. «Biogeocoenological research of the forests in steppe zone of Ukraine»: monograph – Dnipro: «Svidler A.L.» Publishing house, 2016. – 203 p.	105
---	-----

TO AUTHORS' ATTENTION	110
------------------------------------	-----

З М І С Т

ТЕОРЕТИЧНІ ТА ПРАКТИЧНІ ПИТАННЯ ЕКОЛОГІЇ

<i>Руденко С. С., Дзензерская О. Н.</i> Речная стехиометрия углерода, азота и фосфора в свете соотношения Редфилда	5
<i>Помогайбо В. М., Орлова Л. Д., Власенко Н. О.</i> Вільна ДНК у природі як інструмент екологічного моніторингу довкілля	17
<i>Барановский Б. А.</i> Выделение новой ценоморфы в контексте развития системы экоморф А. Л. Бельгарда	28

БІОГЕОЦЕНОЛОГІЯ, ГЕОБОТАНІКА ТА ФІТОЦЕНОЛОГІЯ

<i>Парпан Т. В.</i> Ценопопуляційна структура клімаксових деревостанів формації букових лісів Українських Карпат	36
<i>Голик Г. М., Гончаренко І. В.</i> Синтаксономія деревної рослинності м. Києва, її синфітоіндикаційний аналіз та антропогенна трансформація	49

ДОСЛІДЖЕННЯ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА МІСТ

<i>Шугуров О. О., Новосьолова А. П.</i> Сучасний розподіл електромагнітних хвиль з частотою 2,4 ГГц на території м. Дніпра	64
<i>Клименко В. М.</i> Ліхеноіндикаційна оцінка якості повітря міста Скадовська	74

БІОРЕМЕДІАЦІЯ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

<i>Мороз О. М., Гнатуш С. О., Богославець Х. І., Грицунь Т. М., Борсукевич Б. М.</i> Вплив калій біхромату на дисиміляційне відновлення йонів сульфату і нітрату бактеріями <i>Desulfovibrio</i> sp.	84
---	----

ЕКОЛОГІЧНЕ ҐРУНТОЗНАВСТВО

<i>Горбань В. А.</i> Фізичні властивості ґрунтів як складова характеристики лісорослинних умов степової зони України	96
--	----

РЕЦЕНЗІЇ

<i>Царик Й. В., Парпан В. І., Никифоров В. В., Царик І. Й.</i> Колективна монографія, присвячена підсумкам 65-річних досліджень природних і штучних біогеоценозів в умовах степу колективом Комплексної експедиції Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара, за редакцією Травлєєва А. П. Біогеоценологічні дослідження лісів степової зони України: монографія. – Дніпро: Вид-во «Свідлер А.Л.», 2016. – 203 с.	105
--	-----

ДО УВАГИ АВТОРІВ	111
-------------------------------	-----

THEORETICAL AND PRACTICAL ISSUES OF ECOLOGY



S. S. Rudenko 
O. N. Dzenzerska

Dr. Sci. (Biol.), Professor

UDK 556.531.146

*Yuriy Fedkovich Chernivtsi National University,
L. Ukrainka str., 25, Chernivtsi, Ukraine, 58012*

CARBON, NITROGEN AND PHOSPHORUS STOICHIOMETRY OF RIVERS IN THE LIGHT OF REDFIELD RATIO

Abstract. A. Redfield entered the history of hydroecology due to the discovery of a unique stoichiometric ratio of Carbon, Nitrogen and Phosphorus – 106: 16: 1 – in the marine plankton, which it was later named after the author – the Redfield Ratio. Furthermore, A. Redfield established, that the stoichiometric ratio of Carbon, Nitrogen and Phosphorus in seawater is supported on the average level and it is 1017 : 15 : 1. On the basis of established stoichiometric ratios A. Redfield came to the conclusion that exactly Nitrogen is a limiting factor in the marine environment, because the ratio of its average statistical stoichiometric availability in seawater turned out lower than the average stoichiometric utilization of plankton. Also the merit of A. Redfield is the was established by him the carbon and nitrogen forms, which make the greatest contribution to the pool of these elements are available for plankton.

After Redfield the studies by the CNP-stoichiometry of water and plankton in marine and ocean ecosystems were carried out by a number of researchers.

However, the CNP-stoichiometry of rivers water fell out of the field of view of hydroecologists. The authors of this publication tried to fill this gap.

The purpose of the studies was to establish the peculiarities of CNP-stoichiometry of river ecosystems in comparison with marine ecosystems and it determine the contribution of different forms of carbon and nitrogen to the pool of these elements which available for plankton in river water.

The research was conducted during the summer low water period (2014) at the at monitoring stations of watershed of the three rivers of the Carpathian region within the Chernivtsi region. It is Dniester, Prut and Siret.

Water samples were taken by a bathometer at 16 sites (near 8 forest and 8 meadow floodplains) of each of the 15 monitoring stations. Under laboratory conditions, the nitrate content was determined by the nitrate meter (H-401). Carbonates and hydrogen carbonates was determined by titrimetrically method. Phosphates, ammonia and nitrites was determined by photocolometrically method.

Like Redfield, the stoichiometric availability of Carbon and Nitrogen in river water was estimated as the ratio of the molar concentrations of the corresponding elements to the molar Phosphorus concentration.

For the first time the features of CNP stoichiometry of the rivers were installed in comparison with the marine stoichiometry. The stoichiometric ratio of total carbon, nitrogen and phosphorus in

 Tel.: +38037-258-47-92. E-mail: rudenko.prof.eco@gmail.com

DOI: 10.15421/031701

ISSN 1726-1112. Ecology and noospherology. 2017. Vol. 28, no. 1–2

river water of the Carpathian region is 938C: 59N: 1P and the ratios of their stoichiometric availability to stoichiometric utilization by plankton is 8,9C : 3,7N : 1P. It was shown that stoichiometric availability of energetically favorable for the assimilation by plankton by forms of carbon and nitrogen – CO_2 и NH_4^+ – in the rivers water is greatly reduced, and do not cover the necessary level of stoichiometric utilization of these elements by plankton. It is proved that the greatest contribution in the river water to the pool of stoichiometric available of carbon and nitrogen contributes HCO_3^- , а азота – NO_3^- in accordance. It was found that the main limiting factor of growth of and development of plankton in rivers of the Carpathian region appears phosphorus whose balanced share in CNP ratio is an order of magnitude lower than that it need for the utilization by plankton.

Key words: Redfield Ratio, river stoichiometry, stoichiometric accessibility of elements, stoichiometric utilization of elements by plankton, CNP-stoichiometry, Nitrogen, Carbon, Phosphorus, nitrates, nitrites, ammonia, carbonates, bicarbonates, phosphates, Carpathian region, Dniester, Prut, Siret.

УДК 556.531.146

С. С. Руденко
О. М. Дзензерська

д-р біол. наук, проф.

Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича,
вул. Лесі Українки, 25, м. Чернівці, Україна, 58012,
тел.: +38037-258-47-92, e-mail: rudenko.prof.eco@gmail.com

РІЧКОВА СТЕХІОМЕТРІЯ КАРБОНУ, НІТРОГЕНУ І ФОСФОРУ В СВІТЛІ СПІВВІДНОШЕННЯ РЕДФІЛДА

Анотація. Вперше встановлено особливості річкової CNP-стехіометрії в порівнянні з раніше вивченою морською. Стехіометричне співвідношення сумарного карбону, нітрогену і фосфору в річковій воді Карпатського регіону становить 938C: 59N: 1P, а співвідношення їх стехіометричної доступності до стехіометричної утилізації планктоном перебуває на рівні 8,9C: 3,7N: 1P. Показано, що стехіометрична доступність енергетично вигідних для асиміляції планктоном форм карбону і нітрогену – CO_2 і NH_4^+ – у річковій воді знижена настільки, що не покриває необхідного рівня стехіометричної утилізації цих елементів планктоном. Доведено, що найбільший внесок в пул стехіометрично доступного карбону в річковій воді вносить HCO_3^- , а нітрогену – NO_3^- . Встановлено, що головним лімітуючим фактором росту і розвитку планктону в річковій воді Карпатського регіону виступає фосфор.

Ключові слова: співвідношення Редфілда, річкова стехіометрія, стехіометрична доступність елементів, стехіометрична утилізація елементів планктоном, CNP-стехіометрія, карбон, нітроген, фосфор, нітрати, нітрити, амоній, карбонати, гідрокарбонати, фосфати, Карпатський регіон, Дністер, Прут, Сірет.

УДК 556.531.146

С. С. Руденко
О. Н. Дзензерская

д-р биол. наук, проф.

Черновицкий национальный университет имени Юрия Федьковича
ул. Л. Украинки, 25, г. Черновцы, Украина, 58012,
тел.: +38037-258-47-92, e-mail: rudenko.prof.eco@gmail.com

РЕЧНАЯ СТЕХИОМЕТРИЯ УГЛЕРОДА, АЗОТА И ФОСФОРА В СВЕТЕ СООТНОШЕНИЯ РЕДФИЛДА

Аннотация. Впервые установлены особенности речной CNP-стехиометрии по сравнению с ранее изученной морской. Стехиометрическое соотношение суммарного углерода, азота и фосфора в речной воде Карпатского региона составляет 938C : 59N : 1P, а соотношение их стехиометрической доступности к стехиометрической утилизации планктоном пребывает на уровне 8,9C:3,7N:1P. Показано, что стехиометрическая доступность энергетически выгодных для ассимиляции планктоном форм углерода и азота – CO_2 и NH_4^+ – в речной воде понижена настолько, что не покрывает необходимого уровня стехиометрической утилизации этих элементов планктоном. Доказано, что наибольший вклад в пул стехиометрически доступного углерода в речной воде вносит HCO_3^- , а азота – NO_3^- . Установлено, что

главным лимитирующим фактором роста и развития планктона в речной воде Карпатского региона выступает фосфор.

Ключевые слова: соотношение Редфилда, речная стехиометрия, стехиометрическая доступность элементов, стехиометрическая утилизация элементов планктоном, CNP-стехиометрия, азот, углерод, фосфор, нитраты, нитриты, аммоний, карбонаты, гидрокарбонаты, фосфаты, Карпатский регион, Днестр, Прут, Сирет.

ВВЕДЕНИЕ

А. Редфилд вошел в историю гидроэкологии благодаря открытию уникального стехиометрического соотношения углерода, азота и фосфора – 106:16:1 – в морском планктоне (Redfield, 1934), которое впоследствии было названо в честь автора соотношением Редфилда. Кроме того, А. Редфилд установил, что стехиометрическое соотношение углерода, азота и фосфора в морской воде поддерживается на среднестатистическом уровне 1017:15:1 (Redfield, 1963). На основании установленных стехиометрических соотношений А. Редфилд пришел к выводу, что в морской среде именно азот является лимитирующим фактором, поскольку соотношение его среднестатистической стехиометрической доступности в морской воде оказалось ниже среднестатистической стехиометрической утилизации планктоном (табл. 1) (Redfield, 1958). Заслугой А. Редфилда является также установление им форм углерода и азота, которые вносят наибольший вклад в доступный для планктона пул этих элементов.

После Редфилда исследования по CNP-стехиометрии воды и планктона морских и океанических экосистем были проведены целым рядом авторов (C : N : P stoichiometry..., 2015; Seasonal variation..., 2011; Gruber, Deutsch, 2014; Murasko, 2009; Irradiance and the elemental stoichiometry..., 2006; Letscher, Moore, 2015; Global-scale variations..., 2014; Weber, Deutsch, 2010; Distribution of dissolved organic..., 2009). Однако CNP-стехиометрия речной воды выпала из поля зрения гидроэкологов. Восполнить этот пробел и попытались авторы данной публикации.

Таблица 1

**Наличие питательных элементов в средней морской воде (S = 34,7 ‰; T=2°C)
и соотношения их доступности и использования планктоном (Redfield, 1963)**

Элемент	Стехиометрическая доступность в «средней» морской воде		Утилизация планктоном	Соотношение стехиометрической доступности к утилизации
	мг атом/м ³	соотношение		
Фосфор	2,3	1	1	1
Азот	34,5	15	16	0,94
Углерод	2340	1017	106	9,6

Цель наших исследований – установить особенности CNP-стехиометрии речных экосистем по сравнению с морскими и определить вклад разных форм углерода и азота в доступный для планктона пул этих элементов в речной воде.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводилось в период летней межени 2014 года на станциях мониторинга водосборных бассейнов трех рек Карпатского региона – Днестра, Прута и Сирета – в пределах Черновицкой области. Пробы воды отбирали батометром на 16 сайтах (вблизи 8 лесных и 8 луговых пойм) каждой из 15 станций мониторинга. В лабораторных условиях определяли содержание нитратов с помощью нитратомера Н-401, карбонатов и гидрокарбонатов – титриметрически, фосфатов,

аммиака и нитритов – фотоколориметрически (CNP - monitoring of river..., 2015).

Подобно Редфилду стехиометрическую доступность углерода и азота в речной воде мы оценивали как соотношение молярных концентраций соответствующих элементов к молярной концентрации фосфора.

Статистический анализ осуществляли с использованием компьютерной программы Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты оценки содержания неорганических соединений азота, углерода и фосфора в речной воде на 15 станциях мониторинга Черновицкой области представлены в табл. 2. В целом реки исследуемого региона можно охарактеризовать как достаточно чистые. Лишь на станции мониторинга в с. Кострижевке имело место превышение ПДК хозяйственно-бытового водопользования по CO_2 (табл. 3). Кроме того, на всех станциях мониторинга зафиксировано превышение рыбохозяйственной ПДК по нитритам, однако превышения ПДК хозяйственно-бытового водопользования по этому элементу не зафиксировано. Таким образом, каких-либо аномалий по содержанию анализируемых элементов в пределах Черновицкой области не обнаружено, что дает основания считать ее достаточно репрезентативным полигоном для определения специфики стехиометрических CNP соотношений в речной воде.

Таблица 2

Содержание соединений в пробах речной воды, отобранных на исследуемых станциях мониторинга Черновицкой области, мг/дм ³						
Станция мониторинга	NH_4^+ (n=16)	NO_2^- (n=16)	NO_3^- (n=8)	PO_4^{3-} (n=16)	CO_2 (n=16)	HCO_3^- (n=12)
Кострижевка	0,0387	0,661	11,8	0,358	7,2	281,5
Погореловка	0,0407	0,321	11,8	2,108	4,3	247,4
Рухотин	0,0409	0,503	11,3	0,387	3,6	157,2
Крещатик	0,0400	0,551	11,4	0,295	3,4	259,8
Хотинский НПП	0,0332	0,409	12,7	0,736	4,7	233,1
Бояны	0,0413	0,479	12,1	0,332	10,5	232,5
Брусница	0,0421	0,653	10,3	0,972	6,4	231,6
Лужаны	0,0419	0,127	11,0	0,246	4,5	259,8
Неполоковцы	0,0339	0,762	11,8	0,285	3,6	241,9
Черемошский НПП	0,0359	0,351	10,3	0,268	6,3	119,2
Банилов-Подгорный	0,0416	0,466	11,0	0,276	5,9	214,1
Берегомет	0,0393	0,495	17,1	0,363	4,9	211,8
Глыбокая	0,0431	3,138	12,7	1,256	9,7	230,3
Каменка	0,0674	0,541	10,9	0,251	6,7	222,2
Вижницкий НПП	0,0452	0,534	11,8	0,458	6,8	262,6

Таблица 3

Принятые в Украине нормативы по содержанию соединений азота, фосфора и углерода в водных объектах (Perechen predelno dopustimiyih..., 1999; Predelno dopustimiyie..., 1998)

мг/дм ³	NH_4^+	NO_2^-	NO_3^-	PO_4^{3-}	CO_2	HCO_3^-
ПДК _{хоз-быт}	2	3,3	45	3,5	20	300
ПДК _{рх}	0,5	0,08	40	не норм.	не норм.	не норм.

Подобно Редфилду концентрацию исследованных соединений мы пересчитали на интересующие нас элементы и выразили в ммоль/м³ (табл. 4), что соответствует устаревшей размерности мг атом/м³, которую использовал данный автор.

Таблица 4

**Перерасчет концентраций исследованных соединений
на молярную концентрацию элементов, ммоль/м³**

Станция мониторинга	N _{NH4⁺} (n=16)	N _{NO2⁻} (n=16)	N _{NO3⁻} (n=8)	P _{PO4³⁻} (n=16)	C _{CO2} (n=16)	C _{HCO3⁻} (n=12)
Кострижевка	2,14	14,37	190,71	3,76	162,45	4614,16
Погореловка	2,26	6,97	190,31	22,20	97,47	4055,52
Рухотин	2,27	10,93	182,44	4,08	81,23	2577,14
Крещатик	2,22	11,99	183,45	3,11	78,10	4259,22
Хотинский НПП	1,84	8,88	205,22	7,75	107,47	3820,96
Бояны	2,29	10,41	194,74	3,50	239,31	3811,70
Брусница	2,33	14,20	165,91	10,23	144,96	3796,26
Лужаны	2,32	2,77	176,80	2,59	102,47	4259,22
Неполоковцы	1,88	16,56	189,50	3,00	82,48	3966,02
Черемошский НПП	1,99	7,64	166,11	2,83	142,46	1953,69
Банилов-Подгорный	2,31	10,13	177,00	2,90	133,09	3509,23
Берегомет	2,18	10,76	276,39	3,82	111,22	3472,19
Глыбокая	2,39	68,21	204,01	13,23	219,94	3774,66
Каменка	3,74	11,77	175,19	2,64	151,21	3641,94
Вижницкий НПП	2,50	11,60	190,91	4,82	153,71	4305,52

Для определения стехиометрических соотношений элементов Редфилд использовал их модальные значения (Redfield, 1934). Однако мономодальность параметров характерна больше для экосистем, которые находятся в более или менее стабильном состоянии. В отличие от удаленных от берега участков морей, которые исследовал Редфилд, рекам свойственна значительная изменчивость состояний и параметров, поэтому в преобладающем большинстве наших исследований мода оказалась мультимодальной (табл. 5). При этом ни одно из полученных нами распределений нельзя отнести к нормальному, поскольку асимметрия и эксцесс отклоняются от нуля. Это побудило нас построить стехиометрический анализ на медианах молярных концентраций исследованных элементов.

Таблица 5

Описательная статистика результатов исследований, ммоль/м ³ (N = 15)								
	Mean	Median	Mode	Min	Max	Std.Err.	Skewness	Kurtosis
N _{NH4⁺}	2,31	2,27	Mult.	1,84	3,74	0,11	2,70	9,28
N _{NO2⁻}	14,48	10,93	Mult.	2,77	68,21	3,93	3,55	13,31
N _{NO3⁻}	191,25	189,50	Mult.	165,91	276,39	6,80	2,61	8,48
P _{PO4³⁻}	6,03	3,76	Mult.	2,59	22,20	1,41	2,25	5,17
C _{CO2}	133,84	133,09	Mult.	78,10	239,31	12,40	0,96	0,52
C _{HCO3⁻}	3721,16	3811,70	4259,22	1953,69	4614,16	175,42	-1,52	2,63

В наших исследованиях мы исходили из того, что фитопланктон будет ассимилировать углерод и азот разных соединений в определенной очередности. Без сомнения, углерод CO₂ будет приоритетнее других форм углерода, так как именно в этой форме он непосредственно фиксируется в процессе фотосинтеза. В качестве источника азота прежде всего будет ассимилироваться аммонийный азот. В отличие от процесса нитратредукции ассимиляция аммония в меньшей степени зависит от энергии света и осуществляется как за счет запаса эндогенных источников, так и за счет вновь образованных продуктов фотосинтеза. В целом ряде работ доказано, что аммоний является лучшим источником азота для фитопланктона из-за его восстановленного состояния и энергетически выгодной ассимиляции (Understanding nitrate assimilation..., 2015; A soluble guanylate cyclase..., 2010; Transcriptional regulation..., 2011; Nitric oxide controls..., 2013; The mixed lineage nature..., 2010). Исходя

из вышесказанного, первый этап стехиометрического анализа мы посвятили поиску балансного соотношения углерода CO_2 и азота NH_4^+ с фосфором PO_4^{3-} .

Стехиометрическая доступность углерода CO_2 по медиане в речной воде составила 29,12, а азота NH_4^+ – 0,57 (табл. 6, 7). Следовательно, стехиометрическая доступность углерода CO_2 в 51 раз превысила стехиометрическую доступность азота NH_4^+ . Однако соотношение стехиометрической доступности к стехиометрической утилизации планктоном для обоих элементов указанных соединений оказалось ниже единицы, что свидетельствует о неспособности этих соединений покрыть потребность в них планктона. При этом соотношение стехиометрической доступности углерода CO_2 в речной воде к его стехиометрической утилизации планктоном составило 0,31, а азота NH_4^+ – 0,04.

Таблица 6

CNP-стехиометрия для углерода CO_2 и азота NH_4^+ речной воды на станциях мониторинга Черновицкой области

Станция мониторинга	Стехиометрическая доступность CNP элементов в речной воде			Соотношение стехиометрической доступности CNP элементов к их стехиометрической утилизации планктоном		
	C	N	P	C	N	P
	$\text{CO}_2/\text{PO}_4^{3-}$	$\text{NH}_4^+/\text{PO}_4^{3-}$	$\text{PO}_4^{3-}=1$	$(\text{CO}_2/\text{PO}_4^{3-})/106$	$(\text{NH}_4^+/\text{PO}_4^{3-})/16$	$\text{PO}_4^{3-}/1$
Кострижевка	43,20	0,57	1	0,41	0,04	1
Погореловка	4,39	0,10	1	0,04	0,01	1
Рухотин	19,91	0,56	1	0,19	0,03	1
Крещатик	25,11	0,71	1	0,24	0,04	1
Хотинский НПП	13,87	0,24	1	0,13	0,01	1
Бояны	68,37	0,65	1	0,65	0,04	1
Брусница	14,17	0,23	1	0,13	0,01	1
Лужаны	39,56	0,90	1	0,37	0,06	1
Неполоковцы	27,49	0,63	1	0,26	0,04	1
Черемошский НПП	50,34	0,70	1	0,47	0,04	1
Банилов-Подгорный	45,89	0,80	1	0,43	0,05	1
Берегомет	29,12	0,57	1	0,27	0,04	1
Глыбокая	16,62	0,18	1	0,16	0,01	1
Каменка	57,28	1,42	1	0,54	0,09	1
Вижницкий НПП	31,89	0,52	1	0,30	0,03	1

Таблица 7

Описательная статистика стехиометрического анализа для углерода CO_2 и азота NH_4^+ (N = 15)

	Mean	Median	Mode	Min	Max	Std. Err.	Skewness	Kurtosis
Стехиометрическая доступность CNP элементов								
$\text{C}_{\text{CO}_2}/\text{P}_{\text{PO}_4^{3-}}$	32,48	29,12	Mult.	4,39	68,37	4,65	0,42	-0,49
$\text{N}_{\text{NH}_4^+}/\text{P}_{\text{PO}_4^{3-}}$	0,59	0,57	0,57	0,10	1,42	0,09	0,82	1,87
Соотношение стехиометрической доступности CNP элементов к их стехиометрической утилизации планктоном								
$(\text{C}_{\text{CO}_2}/\text{P}_{\text{PO}_4^{3-}})/106$	0,31	0,27	0,13	0,04	0,65	0,04	0,44	-0,41
$(\text{N}_{\text{NH}_4^+}/\text{P}_{\text{PO}_4^{3-}})/16$	0,04	0,04	0,04	0,01	0,09	0,01	0,84	1,59

Полученные данные свидетельствуют о том, что наиболее доступные формы углерода и азота в речной воде должны поглощаться фитопланктоном практически полностью и что для своего роста и развития фитопланктон нуждается в других источниках этих элементов. Наши исследования показали, что такими источниками,

после исчерпания запасов CO_2 и NH_4^+ в речной воде, могут служить углерод HCO_3^- и азот NO_3^- .

Медиана молярной концентрации HCO_3^- в речной воде в 31 раз превышает медиану молярной концентрации CO_2 (табл. 7, 8, 9).

Таблица 8

**CNP-стехиометрия для углерода HCO_3^- и азота NO_3^- речной воды
на станциях мониторинга Черновицкой области**

Станция мониторинга	Стехиометрическая доступность CNP элементов в речной воде			Соотношение стехиометрической доступности CNP элементов к их стехиометрической утилизации планктоном		
	C	N	P	C	N	P
	$\text{C}_{\text{HCO}_3^-}/\text{P}_{\text{PO}_4^{3-}}$	$\text{N}_{\text{NO}_3^-}/\text{P}_{\text{PO}_4^{3-}}$	$\text{PO}_4^{3-}=1$	$(\text{C}_{\text{HCO}_3^-}/\text{P}_{\text{PO}_4^{3-}})/106$	$(\text{N}_{\text{NO}_3^-}/\text{P}_{\text{PO}_4^{3-}})/16$	$(\text{P}_{\text{PO}_4^{3-}}/\text{P}_{\text{PO}_4^{3-}})/1$
Кострижевка	1227,17	50,72	1	11,58	3,17	1
Погореловка	182,68	8,57	1	1,72	0,54	1
Рухотин	631,65	44,72	1	5,96	2,79	1
Крещатик	1369,52	58,99	1	12,92	3,69	1
Хотинский НПП	493,03	26,48	1	4,65	1,66	1
Бояны	1089,06	55,64	1	10,27	3,48	1
Брусница	371,09	16,22	1	3,50	1,01	1
Лужаны	1644,49	68,26	1	15,51	4,27	1
Неполоковцы	1322,01	63,17	1	12,47	3,95	1
Черемошский НПП	690,35	58,70	1	6,51	3,67	1
Банилов-Подгорный	1210,08	61,03	1	11,42	3,81	1
Берегомет	908,95	72,35	1	8,58	4,52	1
Глыбокая	285,31	15,42	1	2,69	0,96	1
Каменка	1379,52	66,36	1	13,01	4,15	1
Вижницкий НПП	893,26	39,61	1	8,43	2,48	1

Таблица 9

**Описательная статистика стехиометрического анализа
для углерода HCO_3^- и азота NO_3^- (N = 15)**

	Mean	Median	Mode	Min	Max	Std. Err.	Skewness	Kurtosis
Стехиометрическая доступность CNP элементов								
$\text{C}_{\text{HCO}_3^-}/\text{P}_{\text{PO}_4^{3-}}$	913,21	908,95	Mult.	182,68	1644,49	116,96	-0,16	-1,19
$\text{N}_{\text{NO}_3^-}/\text{P}_{\text{PO}_4^{3-}}$	47,08	55,64	Mult.	8,57	72,35	5,43	-0,74	-0,86
Соотношение стехиометрической доступности CNP элементов к их стехиометрической утилизации планктоном								
$(\text{C}_{\text{HCO}_3^-}/\text{P}_{\text{PO}_4^{3-}})/106$	8,61	8,58	Mult.	1,72	15,51	1,10	-0,17	-1,19
$(\text{N}_{\text{NO}_3^-}/\text{P}_{\text{PO}_4^{3-}})/16$	2,94	3,48	Mult.	0,54	4,52	0,34	-0,74	-0,86

Способность микроводорослей использовать HCO_3^- для роста и деления клеток доказана многими авторами и рассматривается как приспособительное свойство к развитию в нейтральной и слабощелочной среде (Klimovitskiy, 2005; Klimov, 1999). Среднее значение pH речной воды в пределах региона наших исследований составило 7,29 (табл. 10), что, по данным авторов Wolf-Gladrow D.A. et al. (Total alkalinity..., 2007), соответствует ситуации, когда на фоне доминирующей концентрации HCO_3^- еще сохраняется небольшое количество CO_2 . При дальнейшем повышении значения pH CO_2 исчезает вовсе и до концентрации pH=8 доминирует HCO_3^- с небольшими добавками CO_3^{2-} (Total alkalinity..., 2007). А начиная с pH=10

CO_3^{2-} становится доминирующей формой углерода в водной среде, что, очевидно, имело место в исследованиях Редфилда.

Таблица 10

рН речной воды на станциях мониторинга Черновицкой области	
Место локализации станций мониторинга	рН
Кострижевка	6,47
Погореловка	6,85
Рухотин	7,48
Крещатик	7,56
Хотинский НПП	7,43
Бояны	7,23
Брусница	7,38
Лужаны	7,58
Неполоковцы	7,68
Черемошский НПП	7,62
Банилов-Подгорный	6,92
Берегомет	7,63
Глыбокая	7,14
Каменка	7,81
Вижницкий НПП	6,57
Среднее значение	7,29

Рядом авторов детально описан биохимический механизм преобразования HCO_3^- в CO_2 . Ключевую роль в фиксации углерода в виде бикарбонат-аниона HCO_3^- играет ФЕП-карбоксилаза, соединяя его с ФЕП для создания оксалоацетата. Затем оксалоацетат превращается обратно в пируват (через малат), чтобы высвободить CO_2 , который фиксируется Рубиско в цикле Кальвина. Пируват преобразуется обратно в ФЕП, и цикл начинается снова. Таким образом происходит активное концентрирование CO_2 (Characterization of cooperative bicarbonate..., 2015; Yanhui, Zhigang, 2016).

Нами установлено, что стехиометрическая доступность углерода HCO_3^- (909) (табл. 9) речной воды приближается к стехиометрической доступности углерода CO_3^{2-} (1000), установленной Редфилдом для морской воды (рис. 1). Весьма близкими оказались и соотношения стехиометрической доступности углерода этих соединений к их стехиометрической утилизации речным и морским планктоном – 8,6 и 9,4 соответственно. Таким образом, углерод HCO_3^- в речной воде (наши исследования) и CO_3^{2-} в морской воде (исследования Редфилда) пребывает в избытке и не может быть ограничивающим фактором.

Медиана молярной концентрации азота NO_3^- в наших исследованиях в 98 раз превышает медиану молярной концентрации азота NH_4^+ (табл. 7, 9). По сравнению с ассимиляцией азота NH_4^+ , ассимиляция азота NO_3^- требует больших энергетических затрат. У фотосинтезирующих эукариот ассимиляция нитратов осуществляется в два транспортных и два восстановительных этапа. На первом этапе нитрат транспортируется в клетку, а затем цитозольная нитратредуктаза (NR) катализирует восстановление нитратов в нитриты, которые затем транспортируются в хлоропласт, где фермент нитритредуктаза (NIR) катализирует его превращение в аммоний. На втором этапе аммоний вводится в углеродные скелеты путем передачи его глутамату через глутаминсинтетазу/глутамин оксоглутарат аминотрансферазу или глутамат - синтазный (GS / GOGAT) цикл. При этом аммоний сначала включается в качестве амидной группы глутамина в реакцию с участием глутамата и АТФ (катализируемой GS), а затем амидная группа передается к восстановительному альфа-оксоглутарату,

чтобы сформировать две молекулы глутамата. В конечном итоге неорганический N оказывается включенным в виде органического N в глутамат под действием GS / GOGAT (Understanding nitrate assimilation..., 2015; A soluble guanylate cyclase..., 2010; Fernandez, Galvan, 2007; Fernandez, Galvan, 2008; Nitrate assimilatory genes..., 2010).

Стехиометрическая доступность азота NO_3^- в речной воде исследованного региона составила 55,6, в то время как по Редфилду для морской воды – 15. Таким образом, стехиометрическая доступность азота нитратов в речной воде превысила стехиометрическую доступность нитратов в морской в 3,7 раза.

Установленное нами для речной воды соотношение стехиометрической доступности азота NO_3^- к его утилизации составило 3,5, в то время как по Редфилду для морской воды этот показатель был меньше единицы – 0,94 (табл. 1, 9). Таким образом, в отличие от результатов Редфилда по морской воде, где доступный азот нитратов находится в дефиците, доступный азот нитратов в речной воде пребывает в избытке и более чем в три раза превышает потребность в нем планктона.

Отдельно следует отметить факт практически нормального распределения отношения стехиометрической доступности азота NO_3^- к его утилизации, что подтверждается рядом статистических критериев: асимметрия и эксцесс приближаются к нулю, а среднее значение, мода и медиана практически совпадают (табл. 9). Это значит, что данная величина подчиняется закону распределения Гаусса и ее изменение является непрерывным (не дискретным), а также что ее значения не выходят за границы интервала трех сигм.

Подобно Редфилду мы исследовали также суммарные молярные концентрации (total) углерода, азота и фосфора в речной воде, а также их стехиометрическую доступность и перспективы утилизации. Стехиометрическая доступность суммарного углерода, т.е. углерода CO_2 и HCO_3^- , в речной воде составила по медиане 938 (табл. 11, 12), что в принципе близко к значению этого показателя по морской воде – 1017 (табл. 1).

Таблица 11

CNP-стехиометрия для суммарных (total) молярных концентраций углерода, азота и фосфора речной воды на станциях мониторинга Черновицкой области

Станция мониторинга	Стехиометрическая доступность CNP элементов в речной воде			Соотношение стехиометрической доступности CNP элементов к их стехиометрической утилизации планктоном		
	C	N	P	C	N	P
	Total C/P	Total N/P	P = 1	(Total C / P) / 106	(Total N / P) / 16	P / P
Кострижевка	1270,38	55,11	1	11,98	3,44	1
Погореловка	187,07	8,99	1	1,76	0,56	1
Рухотин	651,56	47,95	1	6,15	3,00	1
Крещатик	1394,64	63,56	1	13,16	3,97	1
Хотинский НПП	506,89	27,86	1	4,78	1,74	1
Бояны	1157,43	59,27	1	10,92	3,70	1
Брусница	385,26	17,83	1	3,63	1,11	1
Лужаны	1684,05	70,23	1	15,89	4,39	1
Неполоковцы	1349,50	69,31	1	12,73	4,33	1
Черемошский НПП	740,69	62,10	1	6,99	3,88	1
Банилов-Подгорный	1255,97	65,32	1	11,85	4,08	1
Берегомет	938,07	75,74	1	8,85	4,73	1
Глыбокая	301,93	20,76	1	2,85	1,30	1
Каменка	1436,80	72,23	1	13,55	4,51	1
Вижницкий НПП	925,15	42,53	1	8,73	2,66	1

Однако у Редфилда во внимание принимался углерод CO_3^{2-} и CO_2 . В целом вклад углерода HCO_3^- в углеродный пул в речной воде в 31 раз больший, чем углерода CO_2 . Поэтому стехиометрическая доступность углерода HCO_3^- оказалась близкой к стехиометрической доступности суммарного углерода в речной воде.

Стехиометрическая доступность суммарного азота, т.е. азота NH_4^+ , NO_2^- и NO_3^- , хотя и приближалась к нормальному распределению, однако поскольку мода оказалась мультимодальной, то мы посчитали это распределение как такое, что не отвечает всем критериям нормального и поэтому ориентировались в нашем анализе на медиану. Значение стехиометрической доступности суммарного азота по медиане (59,27) оказалось близким к стехиометрической доступности нитратного азота (55,64), что говорит о том, что нитратный азот в речной воде имеет приоритетное значение. При этом соотношение стехиометрической доступности суммарного азота к его стехиометрической утилизации планктоном составило 3,7 по медиане, что опять же очень близко к отношению нитратного азота к его стехиометрической утилизации планктоном – 3,5 по медиане.

Аналогичную значимость нитратного азота отмечал Редфилд и в морской воде. Мало того, в стехиометрических расчетах он пренебрег другими формами азота, посчитав их малозначимыми. Таким образом, нитратный азот является основным источником азота как для речного, так и для морского планктона. Однако в отличие от морской воды, где доступного азота недостаточно, чтобы удовлетворить потребность планктона, в речной воде его количество более чем в три раза превышает потребность.

Таблица 12

Описательная статистика стехиометрического анализа для суммарных (total) молярных концентраций углерода, азота и фосфора (N = 15)								
	Mean	Median	Mode	Min	Max	Std. Err.	Skewness	Kurtosis
Стехиометрическая доступность CNP элементов								
Total C / P	945,69	938,07	Mult.	187,07	1684,05	119,98	-0,20	-1,19
Total N / P	50,59	59,27	Mult.	8,99	75,74	5,66	-0,77	-0,82
Соотношение стехиометрической доступности CNP элементов к их стехиометрической утилизации планктоном								
(Total C / P) / 106	8,92	8,85	Mult.	1,76	15,89	1,13	-0,20	-1,19
(Total N / P) / 16	3,16	3,70	Mult.	0,56	4,73	0,35	-0,77	-0,82

Вклад азота NO_2^- в суммарный молярный пул азота в речной воде составил 5,27 % от общего молярного пула неорганического азота. Разными авторами было отмечено, что многие виды фитопланктона потребляют и высвобождают значительное количество нитрита. В то же время было показано, что фитопланктон может непосредственно принимать нитриты и использовать их в качестве альтернативного источника азота в течение дня лишь в условиях ограничения нитратов (The mixed lineage nature of nitrogen..., 2010). В наших условиях, когда вклад азота NO_3^- составляет 93,64 % от суммарной молярной концентрации и его стехиометрическая доступность в три раза превышает утилизацию планктоном, потребность в азоте нитритов отпадает.

ВЫВОДЫ

1. Стехиометрическое соотношение суммарного углерода, азота и фосфора в речной воде Карпатского региона составляет 938C : 59N : 1P, а соотношение их стехиометрической доступности к стехиометрической утилизации планктоном пребывает на уровне 8,9C : 3,7N : 1P.

2. Стехиометрическая доступность энергетически выгодных для ассимиляции планктоном форм углерода и азота – CO_2 и NH_4^+ – в речной воде понижена настолько, что не покрывает необходимого уровня утилизации этих элементов планктоном.

3. Наибольший вклад в пул стехиометрически доступного углерода в речной воде вносит HCO_3^- , а азота – NO_3^- .

4. Соотношение стехиометрической доступности суммарного углерода к его стехиометрической утилизации планктоном в исследованной нами речной воде приближается к установленной Редфилдом в морской и составляет 8,85 и 9,59 соответственно.

5. Стехиометрически доступный суммарный азот в речной воде более чем в 3 раза превышает уровень стехиометрической утилизационной потребности в нем планктона, в то время как, по данным Редфилда, в морской воде он находится в дефиците.

6. Главным лимитирующим фактором роста и развития планктона в речной воде Карпатского региона выступает фосфор, балансная доля которого в CNP соотношении речной воды на порядок понижена по сравнению с утилизационной потребностью планктона. Следовательно, находящиеся в избытке стехиометрически доступные углерод и азот речной воды этого региона оказываются невостребованными планктоном.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ / REFERENCES

- Fernandez, E., Galvan, A., 2007. Inorganic nitrogen assimilation in *Chlamydomonas*. J. Exp. Bot 58, 2279–2287.
- Fernandez, E., Galvan, A., 2008. Nitrate assimilation in *Chlamydomonas*. Euk. Cell. 7(4), 555–559.
- Finkel, Z. V., Quigg, A., Raven, J. A., Reinfelder, J. R., Schofield, O. E., Falkowski, P. G., 2006. Irradiance and the elemental stoichiometry of marine phytoplankton. Limnol. Oceanogr 51, 2690–2701.
- Frigstad, H., Andersen, T., Hessen, D. O., Naustvoll, L.-J., Johnsen, T. M., Bellerby, R. G. J., 2011. Seasonal variation in marine C : N : P stoichiometry: can the composition of seston explain stable Redfield ratios? Biogeosciences 8, 2917–2933.
- GN 2.1.5.689-98 Predelno dopustimyye kontsentratsii himicheskikh veshchestv v vode vodnykh ob'ektov hozyaystvenno-pitevogo i kulturno-bytovogo vodoispolzovaniya, 1998 [The maximum permissible concentrations of chemicals in bodies of water domestic and drinking water and cultural and domestic water use.], Kiyiv (in Russian).
- Gruber, N., Deutsch C. A., 2014. Redfield's evolving legacy. Nat. Geosci 7, 853–855.
- Imamura, S., Terashita, M., Ohnuma, M., Maruyama, S., Minoda, A., Weber, A. P. M., Inouye, T., Sekine, Ya., Fujita, Yu., Omata, T., Tanaka, K., 2010. Nitrate assimilatory genes and their transcriptional regulation in a unicellular red alga *Cyanidioschyzon merolae*: genetic evidence for nitrite reduction by a sulfite reductase-like enzyme. Plant Cell Physiol. 51 (5), 707–717.
- Klimov, V. V., 1999. Uglekislota kak substrat i kofaktor fotosinteza [Carbon dioxide as a substrate and cofactor of photosynthesis], Moscow (in Russian).
- Klimovitskiy, M., 2005. Sine-zelenyye vodorosli [Blue-green algae]. Aquarium Magazine 8. <http://aquaria2.ru/node/11982> (in Russian).
- Kostishin, S. S., Golovchenko, L. Yu., Dzenzerska, O. M., Buzhdigan O. Ya., 2015. CNP - monitoring richkovih ekosistem (na prikladi Chernivetskoyi oblasti) [CNP - monitoring of river ecosystems (for example Chernivtsi region)], Chernivtsi (in Ukraine).
- Letscher, R. T., Moore, J. K., 2015. Preferential remineralization of dissolved organic phosphorus and non-Redfield DOM dynamics in the global ocean: Impacts on marine productivity, nitrogen fixation, and carbon export. Global Biogeochem. 29, 325–340.
- Malerba, M. E., Connolly, S. R., Heimann, K., 2012. Nitrate-nitrite dynamics and phytoplankton growth: Formulation and experimental evaluation of a dynamic model. Limnol. Oceanogr. 57 (5), 1555–1571.
- Mastitskiy, S. E., 2009. Metodicheskoe posobie po ispolzovaniyu programmy STATISTICA pri obrabotke dannykh biologicheskikh issledovaniy [Methodical manual by the use of the STATISTICA program in the processing of biological research data], Minsk (in Russian).
- McDonald, S. M., Plant, J. N., Worden, A. Z., 2010. The mixed lineage nature of nitrogen transport and assimilation in marine eukaryotic phytoplankton: a case study of *Micromonas*. Mol. Biol. Evol 27, 2268–2283.

- Montaigu, A. De, Sanz-Luque, E., Galvan, A., Fernandez E., 2010. A soluble guanylate cyclase mediates negative signaling by ammonium on expression of nitrate reductase in *Chlamydomonas*. *Plant Cell* 22, 1532–1548.
- Montaigu, A. De, Sanz-Luque, E., Macias, M., Galvan, A., Fernandez, E., 2011. Transcriptional regulation of CDP1 and CYG56 is required for proper NH₄⁺ sensing in *Chlamydomonas*. *J. Exp. Bot.* 62 (4), 1425–1437.
- Murasko, S. M., 2009. Particulate carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of south west Florida water.
- Perechen predelno dopustimiyh kontsentratsiy i orientirovochno bezopasnyih urovney vozdeystviya vrednyih veschestv dlya vodyi rybohozyaystvennyih vodoemov, 1999 [The list of maximum permissible concentrations and approximately safe levels of exposure to harmful substances for freshwater in fishery bodies of water], Kiyiv (in Russian).
- Redfield, A. C., 1934. On The Proportions Of Organic Derivatives In Sea Water And Their Relation To The Composition Of Plankton. Liverpool University Press, 176–192.
- Redfield, A. C., 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *Am. Sci* 46, 205–221.
- Redfield, A. C., 1963. The influence of organism on the composition of sea-water. *Int. Sci* 2, 26–77.
- Sanz-Luque, E., Ocaña-Calahorra, F., Llamas, A., Galvan, A., Fernandez, E., 2013. Nitric oxide controls nitrate and ammonium assimilation in *Chlamydomonas reinhardtii*. *J. Exp. Bot* 64 (11), 3373–3383.
- Sanz-Luque, E., Chamizo-Ampudia, A., Llamas, A., Galvan, A., Fernandez, E., 2015. Understanding nitrate assimilation and its regulation in microalgae. *Front. Plant Sci* 6, 899. doi.org/ 10.3389/fpls.2015.00899
- Singh, A., Baer, S. E., Riebesell, U., Martiny, A. C., Lomas, M. W., 2015. C : N : P stoichiometry at the Bermuda Atlantic Time-series Study station in the North Atlantic Ocean *Biogeosciences* 12 (21), 6389–6403.
- Teng, Y.-C., Primeau, F. W., Moore, J. K., Lomas, M. W., Martiny, A. C., 2014. Global-scale variations of the ratios of carbon to phosphorus in exported marine organic matter. *Nat. Geosci* 7, 895–898.
- Torres-Valdes, S., Roussinov, V. M., Sanders, R., Reynolds, S., Pan, X., Mather, R., Landolfi, A., Wolff, G. A., Achterberg, E. P., Williams, R. G., 2009. Distribution of dissolved organic nutrients and their effect on export production over the Atlantic Ocean. *Global Biogeochem. Vol.* 23 (4).
- Weber, T. S., Deutsch, C., 2010. Ocean nutrient ratios governed by plankton biogeography. *Nature* 467, 550–554.
- Wolf-Gladrow, D. A., Zeebe, R. E., Klaas, C., Kortzinger, A., Dickson A. G., 2007. Total alkalinity: The explicit conservative expression and its application to biogeochemical processes. *Marine Chemistry* 106 (1-2), 287–300.
- Yamano, T., Sato, E., Iguchi, H., Fukuda, Y., Fukuzawa, H., 2015. Characterization of cooperative bicarbonate uptake into chloroplast stroma in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proc. Natl. Acad. Sci* 112 (23), 7315–7320.
- Yanhui, B., Zhigang, Z., 2016. Absorption and Transport of Inorganic Carbon in Kelps with Emphasis on *Saccharina japonica*. *Agricultural and Biological Scie* 6, 111–131.

Стаття надійшла в редакцію 01.03.2017

THEORETICAL AND PRACTICAL ISSUES OF ECOLOGY



V. M. Pomohaibo¹  Cand. Sci. (Biol.), Professor
L. D. Orlova² Dr. Sci. (Biol.), Professor
N. A. Vlasenko² Cand. Sci. (Biol.)

UDK 574+577.2.04

¹*Poltava M. V. Ostrogradsky Regional Institute
of Postgraduate Pedagogical Education,
Sobornosti str., 64, Poltava, Ukraine, 36000*

²*Poltava National Pedagogical V. G. Korolenko University,
Ostrogradskiy str., 2, Poltava, Ukraine, 36009*

FREE DNA IN NATURE AS A TOOL OF ECOLOGICAL MONITORING OF THE ENVIRONMENT

Abstract. Free DNA in nature or the environmental DNA (eDNA) contains unique information about the diversity not only of unicellular but also of multicellular organisms – fungi, plants, invertebrates and vertebrates in the past and contemporary nature. eDNA of a soil surface and of an aquatic environment may indicate a presence of contemporary living organisms and deposits, sediments and glaciers – wildlife diversity in the geological past.

Fungi are reducers, symbionts and parasites and play an important ecological role in nature, and so it is important to know their taxonomic and functional characteristics. Analysis eDNA in samples of forest soil showed that ascomycetes and basidiomycetes are represented most of all. They were identified as mycorrhizal types, plant pathogens and saprotrophes. In soils of different climatic zones DNA of numerous taxons of plant (herbs, shrubs, trees), unicellular and multicellular animals (protozoans, earthworms, birds, mammals) was discovered. In spite of this unknown species of fungi and earthworms were discovered. It was ascertained that eDNA of soil surface layer do not move practically and it is able to display a complete taxonomic filling of vertebrates and relative biomass of individual species.

Researches of eDNA of freshwater ecosystems is focused to identify and control spreading of invasive species of crustaceans, mollusks, fishes, amphibians and reptiles with the goal of conservation of biological diversity and ecological balance. It is shown that eDNA may be a better tool to identify these species in comparison with traditional methods of audio and visual observation. At the same time a population size and an ontogenetic stage are not important. Another research direction of eDNA in a fresh water aims to identify species of aquatic animals (crustaceans, insects, fish, amphibians and mammals) at risk of extinction. A short time of eDNA existence in freshwater ecosystems is very useful for a nature protecting, because it can indicate a presence, status and disappearance of species. Thus eDNA of previous population, which is rapidly destroyed, will not interfere with the analysis. However, it is necessary to remember that in river ecosystems eDNA moves with the stream at a great distance. Further researches of eDNA in seawater samples are necessary, because in this aquatic environment the ability to move and storage time of free genetic material is insignificant.

In land deposits, water sediments and glaciers free DNA do not move and may be preserved for long periods – till hundreds of thousands of years, that gives a possibility to obtain valuable information about

 Tel.: +38050-833-81-33. E-mail: vmpom@yandex.ua

DOI: 10.15421/031702

ISSN 1726-1112. Ecology and noospherology. 2017. Vol. 28, no. 1–2

17

the wildlife of paleoenvironments. In samples of permafrost deposits was found eDNA of numerous taxons of fungi, plants, three species of beetles, two species of fossil bird moa, mammoth, bison, horse.

Water sediments is rich in eDNA also. In sea sediments extracellular DNA is much more than in sea water. Moreover, the anoxic conditions slow down destructive processes that ensures its long-term preservation. Sea sediments, especially estuary sediments are used to determine influence of human activities on the biological communities of ecosystems. Sediments of freshwater lake also contain eDNA, which represent degrading consequences of human interaction with the environment. Results of eDNA study of lake sediments as well as a study of soil deposits complement results of a study of pollen and fossil plant residues. It confirms a feasibility to combine traditional and molecular genetic methods in ecological researches to obtain most authentic data about past plant diversity.

eDNA of many organisms is contained in glaciers. The analysis of this DNA permitted to identify 57 taxons of fungi, 8 orders of higher plants, taxons of protozoans and insects.

Keywords: *environmental DNA (eDNA), past and present biodiversity, top soil, fresh and sea water, sediments, glaciers.*

УДК 574+577.2.04

В. М. Помогайбо¹

канд. биол. наук, проф.

Л. Д. Орлова²

д-р биол. наук, проф.

Н. А. Власенко²

канд. биол. наук

¹*Полтавський обласний інститут післядипломного педагогічного образования
ім. М. В. Остроградського, ул. Соборності, 64, г. Полтава, Україна, 36000,
тел.: +38050-833-81-33, e-mail: vtpom@yandex.ua*

²*Полтавський національний педагогічний університет ім. В. Г. Короленка,
ул. Остроградського, 2, г. Полтава, Україна, 36009*

СВОБОДНАЯ ДНК В ПРИРОДЕ КАК ИНСТРУМЕНТ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Аннотация. Обзор научных публикаций посвящен исследованию ДНК окружающей среды (ДНКос), которая содержит уникальную информацию о разнообразии живых организмов прошлой и современной природы. Представлены данные о наличии и биологической принадлежности ДНКос в различных типах окружающей среды – верхнем слое почвы, пресной и морской воде, отложениях суши, осадках озер и морей, ледниках. Молекулярно-генетический анализ ДНКос почвы и воды предоставляет информацию о таксономическом и количественном составе современной живой природы, а ДНКос отложений, осадков и ледников способна свидетельствовать о структуре прошлых экосистем и их динамике на протяжении длительного геологического периода. Для создания эффективных технологий научно обоснованного возобновляющего природопользования необходимы дальнейшие исследования ДНКос.

Ключевые слова: *ДНК окружающей среды (ДНКос), прошлое и современное биоразнообразие, верхний слой почвы, пресная и морская вода, отложения, осадки, ледники.*

УДК 574+577.2.04

В. М. Помогайбо¹

канд. біол. наук, проф.

Л. Д. Орлова²

д-р біол. наук, проф.

Н. О. Власенко²

канд. біол. наук

¹*Полтавський обласний інститут післядипломної педагогічної освіти
ім. М. В. Остроградського, вул. Соборності, 64, Полтава, Україна, 36000,
тел.: +38050-833-81-33, e-mail: vtpom@yandex.ua*

²*Полтавський національний педагогічний університет ім. В. Г. Короленка,
вул. Остроградського, 2, м. Полтава, Україна, 36009*

ВІЛЬНА ДНК У ПРИРОДІ ЯК ІНСТРУМЕНТ ЕКОЛОГІЧНОГО МОНІТОРИНГУ ДОВКІЛЛЯ

Анотація. Огляд наукових публікацій присвячено дослідженню ДНК навколишнього середовища (ДНКнс), яка містить унікальну інформацію про різноманіття живих організмів у

минулій та сучасній природі. Подано дані про наявність і біологічну приналежність ДНКнс у різних типах навколишнього середовища – поверхневому ґрунті, прісній та морській воді, відкладеннях суходолу, осадах морів та озер, льодовиках. Молекулярно-генетичний аналіз ДНКнс ґрунту та води надає інформацію про таксономічну та кількісну структуру сучасної живої природи, а ДНКнс відкладень, осадів та льодовиків здатна свідчити про структуру минулих екосистем та їх динаміку протягом тривалого геологічного часу. Для розробки ефективних технологій науково обґрунтованого відтворюючого природокористування необхідні подальші дослідження ДНКнс.

Ключові слова: ДНК навколишнього середовища (ДНКнс), давнє та сучасне біорізноманіття, поверхневий ґрунт, прісна та морська вода, відкладення, осади, льодовики.

ВСТУП

У навколишньому середовищі генетичний матеріал може перебувати у двох станах – у складі організму та поза його межами. ДНК поза організмом дістала назву «ДНК навколишнього середовища; ДНКнс» (англ. environmental DNA; eDNA). Характеристика ДНКнс за походженням, фізичним станом, перетвореннями під дією чинників навколишнього середовища, переміщеннями у довкіллі подана в нашій попередній публікації (Pomahaibo et al., 2016), а в цій статті розглядається наявність ДНКнс від різних організмів у зразках різних типів довкілля. Типами сучасного навколишнього середовища є поверхневий ґрунт, прісна і морська вода, а типами давнього навколишнього середовища – відкладення суходолу, морські осади, осади прісноводних озер і льодовики.

Сучасне навколишнє середовище

Поверхневий ґрунт. ДНКнс у ґрунті може перебувати в клітинному та позаклітинному стані. Припускається, що позаклітинної ДНКнс тут більше (Levy-Booth et al., 2007; Pietramellara et al., 2009). У численних дослідженнях було показано, що ґрунтова ДНКнс придатна для ефективного визначення таксономічного різноманіття не лише одноклітинних, а й багатоклітинних організмів – грибів, рослин, безхребетних та хребетних тварин.

Гриби, як редуценти, симбіонти і паразити, відіграють важливу екологічну роль у природі, тому дослідження ДНКнс у ґрунті дає можливість виявити їх таксономічні та функціональні особливості (Anderson and Cairney, 2004). Аналіз ДНКнс у зразках лісового ґрунту показав, що найбільше тут представлені угруповання аскоміцетів та базидіоміцетів – понад 80 % (O'Brien et al., 2005; Vuée et al., 2009). Серед них ідентифіковано мікоризні види, рослинні патогени та сапротрофи. При цьому сапротрофні гриби існують у лісовій підстилці, а мікоризні – у верхньому шарі власне ґрунту. З глибиною щільність угруповань грибів зменшується. У лісовому ґрунті за результатами аналізу ДНКнс була виявлена також присутність рослин, одноклітинних і багатоклітинних тварин. Дослідники констатують, що видову приналежність значної частини ДНКнс визначити не вдалося. Це може свідчити про те, що вона або походить від невідомих науці видів, або значно пошкоджена.

За допомогою генетичного аналізу ґрунтової ДНКнс було здійснено дослідження різних альпійських рослинних угруповань – низинних луків, субальпійського пасовища, сухих висотних луків та пустищ (Taberlet et al., 2012). У кожному угрупованні були ідентифіковані домінуючі види трав'янистих і чагарникових рослин. На основі аналізу ДНКнс із ґрунтів різних кліматичних зон (північної – Норвегія, помірної – Франція та тропічної – Гвінея) було визначено понад 90 родин і до 700 видів рослин, переважно дерев (Yoccoz et al., 2012). При цьому таксономічна ідентифікація рослинних угруповань на основі аналізу ДНКнс повністю відповідала ідентифікації на основі традиційного екологічного моніторингу. Було також виявлено, що в ґрунті ДНКнс фактично не переміщається.

Так, ДНКнс культивованих рослин була масово виявлена в ґрунті поля вирощування, а за його межами не спостерігалася.

За допомогою аналізу ДНКнс вивчається також біорізноманіття земляних безхребетних тварин. Особливо важливими є дослідження угруповань земляних черв'яків – важливих індикаторів функціонування та життєздатності ґрунтових екосистем. Наприклад, у ґрунті французьких Альп було виявлено ДНКнс 13 видів земляних черв'яків, із яких відомі 9 (Bienert et al., 2012). У зразках поверхневого ґрунту ряду екосистем була виявлена ДНКнс різноманітних вищих хребетних тварин: на страусовій фермі – культивованого виду страусів, у зоопарку – лева, африканського та індійського слонів, у саванних заповідниках – жирафа, зебри, антилопи, верблюда, тигра, страуса тощо (Andersen et al., 2012). При цьому було констатовано, що ДНКнс поверхневого ґрунту здатна відображати повне таксономічне наповнення хребетних тварин та відносну біомасу окремих їх видів.

Прісна вода. Одне з перших досліджень ДНКнс прісної води зосередилось на ДНК людини, корови, свині та вівці з метою виявлення джерел фекального забруднення поверхневих вод (Martellini et al., 2005). Пізніше ДНКнс північноамериканського виду жаби-бугая була несподівано виділена із зразків води природного водоймища у Франції (Ficetola et al., 2008). Цей факт швидко ініціював зацікавленість дослідників водними екосистемами та зростання кількості досліджень у напрямку збереження природи (Environmental DNA, 2015). Численні подальші дослідження продовжували зосереджуватися на виявленні чужоземних інвазивних видів тварин. Було показано, що ДНКнс може бути більш досконалим інструментом виявлення таких видів порівняно з традиційними методами звукового та візуального спостереження. Цей засіб дозволяє найраніше виявляти присутність чужоземних інвазивних видів, незалежно від розміру популяції та стадії онтогенезу. Так, у прісних водоймах південно-західної Франції шляхом аналізу ДНКнс було виявлено 38 місць існування американської жаби-бугая, в той час як за допомогою традиційного денного та нічного спостереження – всього 7 місць (Dejean et al., 2012).

Аналіз ДНКнс двох видів азійського коропа в річкових системах штату Іллінойс (США) показав, що ареал їх поширення значно більший, ніж вважалося згідно з традиційними методами спостереження (Jerde et al., 2011). Цей підхід пізніше був використаний у дослідженнях інших видів цього ж коропа (Jerde et al., 2013). Він також показав присутність у водних екосистемах малопоширених видів риб (Mahon et al., 2013).

Дослідження інвазивної риби-місяця в Японії з використанням ДНКнс підтвердили результати попередніх візуальних спостережень (Takahara et al., 2013). Недавно використання ДНКнс було поширене і на інвазивних плазунів (Piaggio et al., 2014), молюсків (Goldberg et al., 2013) та ракоподібних (Treguier et al., 2014). Моніторинг інвазивних видів тварин є важливим інструментом контролю за їх поширенням з метою збереження екологічної рівноваги та біологічного різноманіття прісноводних екосистем.

Інший напрям вивчення прісноводної ДНКнс стосується видів, яким загрожує зникнення. Тут більшість досліджень спрямовані на виявлення видів земноводних – жаб, саламандр, тритонів (Goldberger et al., 2011; Thomsen et al., 2011; Olson et al., 2012; Pilliod et al., 2013; Santas et al., 2013) та визначення їх кількісних показників (Thomsen et al., 2011; Pilliod et al., 2013), які дають нові можливості для оцінки чисельності видів. Також був здійснений кількісний аналіз рибної біомаси в прісній воді (Takahara et al., 2012) та видовий склад рибних угруповань (Thomsen et al., 2011; Minamoto et al., 2012). Крім того, було показано, що за допомогою ДНКнс можна контролювати стан видів прісноводних ракоподібних, комах, риб, земноводних та ссавців і що такий підхід може дати досить повну інформацію про фауну річок, озер та ставків (Thomsen et al., 2011).

ДНКнс крупних організмів у прісній воді перебуває переважно всередині окремих клітин або мітохондрій (Turner et al., 2014), а вивільнена руйнується протягом днів або тижнів (Dejean et al., 2011; Thomsen et al., 2011; Pilliod et al., 2014). Короткий час існування ДНКнс у прісноводних екосистемах робить її надзвичайно корисною у справі охорони природи, бо може сигналізувати про наявність видів, їх стан та зникнення. При цьому ДНКнс попередніх популяцій, яка швидко руйнується, не буде заважати аналізу. Проте в річкових екосистемах має місце переміщення ДНКнс за течією на значні відстані. Так, вільна ДНК форелі була переміщена на відстань 240 м за течією ріки від місця розташування клітки з живими рибами (Jane et al., 2014). А ДНКнс дафнії та перлівниці, які населяють озеро, була виявлена на відстані 10 км вниз за течією ріки, яка витікає з цього озера (Deiner and Altermatt, 2014). Подібні явища необхідно брати до уваги при дослідженні ДНКнс у річкових екосистемах.

Морська вода. Нині добре відомо, що біорізноманіття прокариотів та одноклітинних еукаріотів у морській воді може бути визначене за допомогою секвенування ДНК, виділеної з її зразків (Zinger et al., 2011). Проте для вивчення морської рибної фауни більш інформативним методом є баркодинг ДНКнс із зразків морської води (Kelly et al., 2014). У морській воді можна виявити також ДНКнс від дельфінів, але на відстані всього близько 10 м від тварин (Foote et al., 2012). Однак у морській воді вільна ДНК руйнується досить швидко – від декількох годин (Dell’Anno and Corinaldesi, 2004) до кількох днів (Thomsen et al., 2012). Ці експерименти свідчать, що можливість переміщення та тривалість зберігання ДНКнс у морській воді незначні. Потрібні подальші дослідження, щоб переконатися, що ДНКнс може бути дійовим інструментом екологічного моніторингу морського середовища.

Давнє навколишнє середовище

Відкладення суходолу. Аналіз ДНКнс, як метод визначення різноманітності угруповань макроорганізмів, був уперше застосований до відкладень, які містять ДНК зниклих ссавців, птахів та рослин. Наприклад, у скам’янілих екскрементах викопного дрібного лінивця в печерних відкладеннях (штат Невада, США) віком у межах 11–28 тис. років тому було виявлено ДНК 13 родин і порядків дерев і трав’янистих рослин, якими він живився (Hofreiter et al., 2000). У зразках сибірської вічної мерзлоти віком у межах 10–400 тис. років тому ідентифіковано ДНК мамонта, бізона, коня та 19 різних таксонів рослин, а в доісторичних відкладеннях печер Нової Зеландії – ДНК двох видів викопного птаха моа та до 30 таксонів рослин (Willerslev et al., 2003).

Також було показано, що в давніх відкладеннях зберігається ДНК грибів та комах. Наприклад, із зразків ґрунту вічної мерзлоти Північно-Східного Сибіру віком 300–400 тис. років тому було виділено ДНК різних таксонів грибів – адаптованих до холоду дріжджів, паразитів рослин, симбіонтів у складі лишайників тощо (Lydolph et al., 2005). А у вічній мерзлоті Аляски та Чукотки віком до 26 тис. років тому була виявлена ДНК трьох видів жуків – довгоносики, жужелиці та стафілініди (Thomsen et al., 2009).

ДНК, яка могла переміститися вертикально, не виявлена в давніх (Hansen et al., 2006; Willerslev et al., 2004, 2007) або недавно (<1000 років тому) замерзлих відкладеннях (Hebsgaard et al., 2009), але між шарами незамерзлих відкладень переміщення ДНК можливе (Haile et al., 2007; Andersen et al., 2012).

У суходільних відкладеннях ДНКнс може походити з фекалій, сечі, злущень шкіри, волосся тощо, про що свідчить виявлена там ДНК копрофільних та кератинофільних грибів (Lydolph et al., 2005). Високу ефективність для ідентифікації давнього біорізноманіття (Sønstebo et al., 2010) та дослідження недавніх екологічних змін у Гренландії (Jørgensen et al., 2012b) за зразками вічної мерзлоти показала

сучасна технологія масового паралельного секвенування (*англ.* massively parallel sequencing – MPS) (Tucker et al., 2009).

Морські осади. Водні осади (морські та прісноводні) також багаті на ДНКнс. Виявлено, що в морських осадах набагато більше позаклітинної ДНК, ніж у воді (Dell’Anno and Danovaro, 2005). До того ж безкисневі умови суттєво уповільнюють нуклеазну деградацію ДНКнс і забезпечують її тривале зберігання (Corinaldesi et al., 2011). Так, у морських та естуарних осадах була виявлена ДНКнс нематод як індикатора мезофауни (Bhadury et al., 2006). Естуарні осади були також використані для визначення впливу діяльності людини на евкаріотичні угруповання екосистем (Chariton et al., 2010). Детальні аналізи ДНКнс морського бентоса (Fonseca et al., 2010) та морських осадів (Pawlowski et al., 2011) за допомогою технології масового паралельного секвенування на невеликій території виявили велике різноманіття практично всіх головних груп евкаріотів, більшість із яких були морськими.

Озерні осади. Осади прісноводних озер традиційно використовували як джерело пилку, але виявилось, що вони містять також ДНКнс таких макроорганізмів, як риби (Matisoo-Smith et al., 2008). Пізніше із озерних осадів віком до 4600 років тому була виділена ДНК рослин із родин Березові, Букові та Сапиндові, аналіз якої підтвердив таксономічну ідентифікацію на основі викопних решток (Anderson-Carpenter et al., 2011). Факт тривалого зберігання ДНКнс у безкисневих умовах дає можливість кращого усвідомлення екологічних і еволюційних наслідків змін у навколишньому середовищі. Традиційно вважалося, що на Скандинавському півострові протягом останнього зледеніння дерева, навіть хвойні, були відсутні. Однак в озерних осадах віком до 22 тис. років тому на території Норвегії була виявлена ДНК ялини та сосни (Parducci et al., 2012). Аналіз ДНКнс озерних осадів дає змогу усвідомити також процеси взаємодії людини з довкіллям. За допомогою цього методу було продемонстровано деградуючий вплив розвитку тваринництва на місцеві природні екосистеми Франції, починаючи з кам’яного віку (Giguet-Covex et al., 2014).

Результати дослідження ДНКнс озерних осадів, як і ґрунтових відкладень, доповнюють результати дослідження пилку та викопних рослинних решток, стверджуючи доцільність поєднання традиційних та молекулярно-генетичних методів екологічних досліджень з метою одержання найбільш достовірних даних про рослинне різноманіття минулих часів. Переконливим прикладом може бути порівняння результатів визначення голоценового (від близько 11,7 тис. років тому до сучасності) різноманіття рослин у центральній частині Скандинавії за наявності в озерних осадах пилку та вільної ДНК (Parducci et al., 2013). На підставі наявності пилку було ідентифіковано 46 таксонів проти 14 за аналізом ДНКнс. Об’єднання цих двох методів дозволило ідентифікувати 52 рослинних таксони.

Льодовики. Традиційним методом ідентифікації біоматеріалу минулих екосистем у льодовиках був морфологічний опис пилку рослин, спор грибів та решток тіл тварин і рослин. Але в кінці 90-х років минулого століття датський еволюційний генетик Е. Віллерслеу з колегами в шарі льодовика на півночі Гренландії віком 2000–4000 років тому вперше виявив локальну та переміщену ДНКнс різноманітних евкаріотів (Willerslev et al., 1999). На підставі молекулярно-генетичного аналізу цієї ДНК було ідентифіковано 57 чітких таксонів грибів, рослин та найпростіших до рівня родів. Гриби представлені аскоміцетами та базидіоміцетами, рослини – зеленими та золотистими водоростями і хвойними деревами, а найпростіші – інфузоріями.

Пізніше міжнародна дослідницька група на чолі з Е. Віллерслеу в двокілометровій товщі льодовика на півдні Гренландії знайшла ДНКнс рослин та членистоногих лісової екосистеми, яка існувала на цій території протягом останнього міжльодовикового періоду протягом 450–800 тис. років тому (Willerslev et al., 2007). За результатами дослідження було ідентифіковано 8 порядків вищих рослин: Хвойні,

Букові, Магнолієві, Розові, Айстрові, Бобові, Злакові, Ломикаменеві. У частини цих порядків удалося визначити родини та роди. Членистоногі представлені лише одним рядом комах – Лусокрилі.

Результати цих досліджень показали придатність молекулярно-генетичного аналізу ДНКс льодовиків для екологічної реконструкції угруповань давніх організмів та мінливість цих угруповань під дією кліматичних змін протягом тривалого геологічного часу.

ВИСНОВКИ

Подані в нашому огляді дані свідчать, що ДНК навколишнього середовища (ДНКс) містить унікальну інформацію про різноманіття живих організмів у минулій та сучасній природі. Ця вільна ДНК від різних організмів наявна практично в усіх типах навколишнього середовища – поверхневому ґрунті, прісній та морській воді, відкладеннях суходолу, осадах морів та озер, льодовиках. Молекулярно-генетичний аналіз ДНКс ґрунту та води надає інформацію про таксономічну та кількісну структуру сучасної живої природи, а ДНКс відкладень, осадів та льодовиків здатна свідчити про структуру минулих екосистем та їх динаміку протягом тривалого геологічного часу. Для розробки ефективних технологій науково обґрунтованого відтворюючого природокористування необхідні подальші дослідження ДНКс.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ / REFERENCES

- Andersen, K., Bird, K. L., Rasmussen, M., Haile, J., Breuning-Madsen, H., Kjaer, K. H., Orlando, L., Gilbert, M. Th. P., Willerslev, E., 2012. Meta-barcoding of “dirt” DNA from soil reflects vertebrate biodiversity. *Mol. Ecol.* 21(8), 1966–1979.
- Anderson, I. C., Cairney, J. W. G., 2004. Diversity and ecology of soil fungal communities: increased understanding through the application of molecular techniques. *Environ. Microbiol.* 6(8), 769–779.
- Anderson-Carpenter, L. L., McLachlan, J. S., Jackson, S. T., Kuch, M., Lumibao, C. Y., Poinar, H. N., 2011. Ancient DNA from lake sediments: bridging the gap between paleoecology and genetics. *BMC Evol. Biol.* 11(1), 30, 15 p.
- Bhadury, P., Austen, M. C., Bilton, D. T., Lamshead, P. J. D., Rogers, A. D., Smerdon, G. R., 2006. Molecular detection of marine nematodes from environmental samples: overcoming eukaryotic interference. *Aquat. Microb. Ecol.* 44(1), 97–103.
- Bienert, F., De Danieli, S., Miquel, C., Coissac, E., Poillot, C., Brun, J.-J., Taberlet, P., 2012. Tracking earthworm communities from soil DNA. *Mol. Ecol.* 21(8), 2017–2030.
- Blum, S. A. E., Lorenz, M. G., 1997. Mechanism of retarded DNA degradation and prokaryotic origin of DNases in nonsterile soils. *Syst. Appl. Microbiol.* 20(4), 513–521.
- Brock, T. D., 1987. The study of microorganisms in-situ: progress and problems. *Symp. Soc. Gen. Microbiol.* 41, 1–17.
- Buée, M., Reich, M., Murat, C., Morin, E., Nilsson, R. H., Uroz, S., Martin, F., 2009. 454 Pyrosequencing analyses of forest soils reveal an unexpectedly high fungal diversity. *New Phytol.* 184(2), 449–456.
- Chariton, A. A., Court, L. N., Hartley, D. M., Colloff, M. J., Hardy, C. M., 2010. Ecological assessment of estuarine sediments by pyrosequencing eukaryotic ribosomal DNA. *Front. Ecol. Environ.* 8(5), 233–238.
- Corinaldesi, C., Barucca, M., Luna, G. M., Dell’Anno, A., 2011. Preservation, origin and genetic imprint of extracellular DNA in permanently anoxic deep-sea sediments. *Mol. Ecol.* 20(3), 642–654.
- Deagle, B. E., Eveson, J. P., Jarman, S. N., 2006. Quantification of damage in DNA recovered from highly degraded samples – a case study on DNA in faeces. *Front. Zool.* 3(11), 1–10.
- Deiner, K., Altermatt, F., 2014. Transport distance of invertebrate environmental DNA in a natural river. *PLoS ONE.* 9(2), e88786.
- Dejean, T., Valentini, A., Duparc, A., Pelletier-Cuit, S., Pompanon, F., Taberlet, P., Miaud, C., 2011. Persistence of environmental DNA in freshwater ecosystems. *PLoS ONE.* 6(8), e23398.
- Dejean, T., Valentini, A., Miquel, C., Taberlet, P., Bellemain, E., Miaud, C., 2012. Improved detection of an alien invasive species through environmental DNA barcoding: the example of the American bullfrog *Lithobates catesbeianus*. *J. Appl. Ecol.* 49(4), 953–959.
- Dell’Anno, A., Corinaldesi, C., 2004. Degradation and turnover of extracellular DNA in marine

- sediments: ecological and methodological considerations. *Appl. Environ. Microbiol.* 70(7), 4384–4386.
- Dell'Anno, A., Danovaro, R., 2005. Extracellular DNA plays a key role in deep-sea ecosystem functioning. *Science* 309(5744), 2179–2179.
- Environmental DNA: A powerful new tool for biological conservation, 2015. Special Issue. *Biol. Conserv.* 183, 1–102.
- Epp, L. S., Boessenkool, S., Bellemain, E. P., Haile, J., Esposito, A., Riaz, T., Erséus, C., Gusarov, V. I., Edwards, M. E., Johnsen, A., Stenøien, H. K., Hassel, K., Kausserud, H., Yoccoz, N. G., Bråthen, K. A., Willerslev, E., Taberlet, P., Coissac, E., Brochmann, C., 2012. New environmental metabarcodes for analysing soil DNA: potential for studying past and present ecosystems. *Mol. Ecol.* 21(8), 1821–1833.
- Ficetola, G. F., Miaud, C., Pompanon, F., Taberlet, P., 2008. Species detection using environmental DNA from water samples. *Biol. Lett.* 4(4), 423–425.
- Fierer, N., Jackson, R. B., 2006. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 103(3), 626–631.
- Fisher, M. M., Triplett, E. W., 1999. Automated approach for ribosomal intergenic spacer analysis of microbial diversity and its application to freshwater bacterial communities. *Appl. Environ. Microbiol.* 65(10), 4630–4636.
- Fonseca, V. G., Carvalho, G. R., Sung, W., Johnson, H. F., Power, D. M., Neill, S. P., Packer, M., Blaxter, M. L., Lamshead, P. J. D., Thomas, W. K., Creer, S., 2010. Second-generation environmental sequencing unmasks marine metazoan biodiversity. *Nat. Commun.* 1(7), 98, 8 p.
- Foote, A. D., Thomsen, P. F., Sveegaard, S., Wahlberg, M., Kielgast, J., Kyhn, L. A., Salling, A. B., Galatius, A., Orlando, L., Gilbert, M. Th. P., 2012. Investigating the potential use of environmental DNA (eDNA) for genetic monitoring of marine mammals. *PLoS ONE.* 7(8), e4178.
- Garibyan, L., Avashia, N., 2013. Polymerase Chain Reaction. *J. Investig. Derm.* 133(3), e6, 4 p.
- Giguët-Covex, C., Pansu, J., Arnaud, F., Rey, P.-J., Griggo, C., Gelly, L., Domaizon, I., Coissac, E., David, F., Choler, P., Poulenard, J., Taberlet, P., 2014. Long livestock farming history and human landscape shaping revealed by lake sediment DNA. *Nat. Commun.* 5(2), 3211, p.
- Goldberg, C. S., Pilliod, D. S., Arkle, R. S., Waits, L. P., 2011. Molecular detection of vertebrates in stream water: a demonstration using rocky mountain tailed frogs and idaho giant salamanders. *PLoS ONE.* 6(7), e22746, 5 p.
- Goldberg, C. S., Sepulveda, A., Ray, A., Baumgardt, J., Waits, L. P., 2013. Environmental DNA as a new method for early detection of New Zealand mudsnails (*Potamopyrgus antipodarum*). *Freshw. Sci.* 32(3), 792–800.
- Haile, J., Holdaway, R., Oliver, K., Bunce, M., Gilbert, M. Th. P., Nielsen, R., Munch, K., Ho, S. Y. W., Shapiro, B., Willerslev, E., 2007. Ancient DNA chronology within sediment deposits: are paleobiological reconstructions possible and is DNA leaching a factor? *Mol. Biol. Evol.* 24(4), 982–989.
- Haile, J., Froese, D. G., MacPhee, R. D., Roberts, R. G., Arnold, L. J., Reyes, A. V., Rasmussen, M., Nielsen, R., Brook, B. W., Robinson, S., 2009. Ancient DNA reveals late survival of mammoth and horse in interior Alaska. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 106(52), 22352–22357.
- Hansen, A. J., Mitchell, D. L., Wiuf, C., Paniker, L., Brand, T. B., Binladen, J., Gilichinsky, D. A., Rønn, R., Willerslev, E., 2006. Crosslinks rather than strand breaks determine access to ancient DNA sequences from frozen sediments. *Genetics.* 173(2), 1175–1179.
- Hebert, P. D. N., Cywinska, A., Ball, S. H., deWaard, J. R., 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proc. Roy. Soc. B.* 270(1512), 313–321.
- Hebsgaard, M. B., Gilbert, M. T. P., Arneborg, J., Heyn, P., Allentoft, M. E., Bunce, M., Munch, K., Schweger, C., Willerslev, E., 2009. “The farm beneath the sand” – an archaeological case study on ancient “dirt” DNA. *Antiquity.* 83(320), 430–444.
- Hofreiter, M., Poinar, H. N., Spaulding, W. G., Bauer, K., Martin, P. S., Possnert, G., Pääbo, S., 2000. A molecular analysis of ground sloth diet through the last glaciation. *Mol. Ecol.* 9(12), 1975–1984.
- Jane, S. F., Wilcox, T. M., McKelvey, K. S., Young, M. K., Schwartz, M. K., Lowe, W. H., Letcher, B. H., Whiteley, A. R., 2014. Distance, flow and PCR inhibition: eDNA dynamics in two headwater streams. *Mol. Ecol. Resour.* 15(1), 216–227.
- Jerde, C. L., Mahon, A. R., Chadderton, W. L., Lodge, D. M., 2011. “Sight-unseen” detection of rare aquatic species using environmental DNA. *Conserv. Lett.* 4(2), 150–157.
- Jerde, C. L., Chadderton, W. L., Mahon, A. R., Renshaw, M. A., Corush, J., Budny, M. L., Mysorekar, S., Lodge, D. M., 2013. Detection of Asian carp DNA as part of a Great Lakes basin-wide surveillance

- program. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 70(4), 522–526.
- Johnson, S. S., Hebsgaard, M. B., Christensen, T. R., Mastepanov, M., Nielsen, R., Munch, K., Brand, T., Gilbert, M. T. P., Zuber, M. T., Bunce, M., Rønn, R., Gilichinsky, D., Froese, D., Willerslev, E., 2007. Ancient bacteria show evidence of DNA repair. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 104(36), 14401–14405.
- Jørgensen, T., Haile, J., Möller, P., Andreev, A., Boessenkool, S., Rasmussen, M., Kienast, F., Coissac, E., Taberlet, P., Brochmann, Ch., Bigelow, N. H., Andersen, K., Orlando, L., Gilbert, M. Th. P., Willerslev, E., 2012a. A comparative study of ancient sedimentary DNA, pollen and macrofossils from permafrost sediments of northern Siberia reveals long-term vegetational stability. Mol. Ecol. 21(8), 1989–2003.
- Jørgensen, T., Kjaer, K. H., Haile, J., Rasmussen, M., Boessenkool, S., Andersen, K., Coissac, E., Taberlet, P., Brochmann, C., Orlando, L., Gilbert, M. T. P., Willerslev, E., 2012b. Islands in the ice: detecting past vegetation on Greenlandic nunataks using historical records and sedimentary ancient DNA. Metabarcoding: islands in the ice. Mol. Ecol. 21(8), 1980–1988.
- Kelly, R. P., Port, J. A., Yamahara, K. M., Crowder, L. B., 2014. Using environmental DNA to census marine fishes in a large mesocosm. PLoS ONE. 9(1), e86175, 11 p.
- Levy-Booth, D. J., Campbell, R. G., Gulden, R. H., Hart, M. M., Powell, J. R., Klironomos, J. N., Pauls, K. P., Swanton, C. J., Trevors, J. T., Dunfield, K. E., 2007. Cycling of extracellular DNA in the soil environment. Soil Biology and Biochemistry. 39(12), 2977–2991.
- Lydolph, M. C., Jacobsen, J., Arctander, P., Gilbert, M. T. P., Gilichinsky, D. A., Hansen, A. J., Willerslev, E., Lange, L., 2005. Beringian paleoecology inferred from permafrost-preserved fungal DNA. Appl. Environ. Microbiol. 71(2), 1012–1017.
- Mahon, A. R., Jerde, C. L., Galaska, M., Bergner, J. L., Chadderton, W. L., Lodge, D. M., Hunter, M. E., Nico, L. G., 2013. Validation of eDNA surveillance sensitivity for detection of asian carps in controlled and field experiments. PLoS ONE. 8(3), e58316, 6 p.
- Martellini, A., Payment, P., Villemur, R., 2005. Use of eukaryotic mitochondrial DNA to differentiate human, bovine, porcine and ovine sources in fecally contaminated surface water. Water Res. 39(4), 541–548.
- Matisoo-Smith, E., Roberts, K., Welikala, N., Tannock, G., Chester, P., Feek, D., Flenley, J., 2008. Recovery of DNA and pollen from New Zealand lake sediments. Quat. Int. 184(1), 139–149.
- Minamoto, T., Yamanaka, H., Takahara, T., Honjo, M. N., Kawabata, Z., 2012. Surveillance of fish species composition using environmental DNA. Limnology. 13(2), 193–197.
- O'Brien, H. E., Parrent, J. L., Jackson, J. A., Moncalvo, J.-M., Vilgalys, R., 2005. Fungal community analysis by large-scale sequencing of environmental samples. Appl. Environ. Microbiol. 71(9), 5544–5550.
- Ogram, A., Saylor, G. S., Barkay, T., 1987. The extraction and purification of microbial DNA from sediments. J. Microbiol. Methods. 7(2-3), 57–66.
- Olsen, G. J., Lane, D. J., Giovannoni, S. J., Pace, N. R., Stahl, D. A., 1986. Microbial ecology and evolution: a ribosomal RNA approach. Annu. Rev. Microbiol. 40, 337–365.
- Olson, Z. H., Briggler, J. T., Williams, R. N., 2012. An eDNA approach to detect eastern hellbenders (*Cryptobranchus a. alleganiensis*) using samples of water. Wildl. Res. 39(7), 629.
- Pace, N. R., Stahl, D. A., Lane, D. J., Olsen, G. J., 1986. The analysis of natural microbial populations by ribosomal RNA sequences. In: Advances in Microbial Ecology. Vol. 9. (Ed. K. C. Marshall). N.-Y.: Springer Sc+BM, XIV+402 p., 1–55.
- Parducci, L., Jørgensen, T., Tollefsrud, M. M., Elverland, E., Alm, T., Fontana, S. L., Bennett, K. D., Haile, J., Matetovici, I., Suyama, Y., Edwards, M. E., Andersen, K., Rasmussen, M., Boessenkool, S., Coissac, E., Brochmann, Ch., Taberlet, P., Houmark-Nielsen, M., Larsen, N. K., Orlando, L., Gilbert, M. Th. P., Kjaer, K. H., Alsos, I. G., Willerslev, E., 2012. Glacial survival of boreal trees in northern Scandinavia. Science. 335(6072), 1083–1086.
- Parducci, L., Matetovici, I., Fontana, S. L., Bennett, K. D., Suyama, Y., Haile, J., Kjaer, K. H., Larsen, N. K., Drouzas, A. D., Willerslev, E., 2013. Molecular- and pollen-based vegetation analysis in lake sediments from central Scandinavia. Mol. Ecol. 22(13), 3511–3524.
- Paul, J. H., Jeffrey, W. H., DeFlaun, M. F., 1987. Dynamics of extracellular DNA in the marine environment. Appl. Environ. Microbiol. 53(1), 170–179.
- Paul, J. H., Jeffrey, W. H., David, A. W., DeFlaun, M. F., Cazares, L. H., 1989. Turnover of extracellular DNA in eutrophic and oligotrophic freshwater environments of southwest Florida. Appl. Environ. Microbiol. 55(7), 1823–1828.

- Pawlowski, J., Christen, R., Lecroq, B., Bachar, D., Shahbazkia, H. R., Amaral-Zettler, L., Guillou, L., 2011. Eukaryotic richness in the abyss: Insights from pyrotag sequencing. *PLoS ONE* 6(4), e18169, 10 p.
- Pedersen, M. W., Ginolhac, A., Orlando, L., Olsen, J., Andersen, K., Holm, J., Funder, S., Willerslev, E., Kjær, K. H., 2013. A comparative study of ancient environmental DNA to pollen and macrofossils from lake sediments reveals taxonomic overlap and additional plant taxa. *Quat. Sci. Rev.* 75, 161–168.
- Piaggio, A. J., Engeman, R. M., Hopken, M. W., Humphrey, J. S., Keacher, K. L., Bruce, W. E., Avery, M. L., 2014. Detecting an elusive invasive species: a diagnostic PCR to detect Burmese python in Florida waters and an assessment of persistence of environmental DNA. *Mol. Ecol. Resour.* 14(2), 374–380.
- Pietramellara, G., Ascher, J., Borgogni, F., Ceccherini, M. T., Guerri, G., Nannipieri, P., 2009. Extracellular DNA in soil and sediment: fate and ecological relevance. *Biol. Fertil. Soils.* 45(3), 219–235.
- Pilliod, D. S., Goldberg, C. S., Arkle, R. S., Waits, L. P., Richardson, J., 2013. Estimating occupancy and abundance of stream amphibians using environmental DNA from filtered water samples. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 70(8), 1123–1130.
- Pilliod, D. S., Goldberg, C. S., Arkle, R. S., Waits, L. P., 2014. Factors influencing detection of eDNA from a stream-dwelling amphibian. *Mol. Ecol. Resour.* 14(1), 109–116.
- Pomahaibo, V. M., Orlova, L. D., Vlasenko, N. A., 2016. DNK otochyuuchoho seredovyscha: ekolohichnyy ta henetychnyy aspekty [Environmental DNA: ecological and genetic aspects]. *Ecology and Noospherology* 27(1-2), 16–24.
- Poté, J., Mavingui, P., Navarro, E., Rosselli, W., Wildi, W.P., Vogel, T.M., 2009b. Extracellular plant DNA in Geneva groundwater and traditional artesian drinking water fountains. *Chemosphere.* 75(4), 498–504.
- Rusch, D. B., Halpern, A. L., Sutton, G., Heidelberg, K. B., Williamson, S., Yooshep, S., Wu, D., Eisen, J. A., Hoffman, J. M., Remington, K., Beeson, K., Tran, B., Smith, H., Baden-Tillson, H., Stewart, C., Thorpe, J., Freeman, J., Andrews-Pfannkoch, C., Venter, J. E., Li, K., Kravitz, S., Heidelberg, J. F., Utterback, T., Rogers, Y.-H., Falcón, L. I., Souza, V., Bonilla-Rosso, G., Eguiarte, L. E., Karl, D. M., Sathyendranath, S., Platt, T., Bermingham, E., Gallardo, V., Tamayo-Castillo, G., Ferrari, M. R., Strausberg, R. L., Nealson, K., Friedman, R., Frazier, M., Venter, J. C., 2007. The sorcerer II global ocean sampling expedition: northwest Atlantic through eastern tropical pacific. *PLoS Biol.* 5(3), e77, 0398–0431.
- Santas, A. J., Persaud, T., Wolfe, B. A., Bauman, J. M., 2013. Noninvasive method for a statewide survey of eastern hellbenders *Cryptobranchus alleganiensis* using environmental DNA. *Int. J. Zool.* 2013, art. ID 174056, 6 p.
- Sogin, M. L., Morrison, H. G., Huber, J. A., Welch, D. M., Huse, S. M., Neal, P. R., Arrieta, J. M., Herndl, G. J., 2006. Microbial diversity in the deep sea and the underexplored “rare biosphere”. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 103(32), 12115–12120.
- Sønstebo, J. H., Gjelty, L., Brysting, A. K., Elven, R., Edwards, M., Haile, J., Willerslev, E., Coissac, E., Rioux, D., Sannier, J., Taberlet, P., Brochmann, C., 2010. Using next-generation sequencing for molecular reconstruction of past Arctic vegetation and climate. *Mol. Ecol. Resour.* 10(6), 1009–1018.
- Taberlet, P., Prud’Homme, S. M., Campione, E., Roy, J., Miquel, C., Shehzad, W., Gjelty, L., Rioux, D., Choler, P., Clément, J.-C., Melodelima, C., Pompanon, F., Coissac, E., 2012. Soil sampling and isolation of extracellular DNA from large amount of starting material suitable for metabarcoding studies. *Mol. Ecol.* 21(8), 1816–1820.
- Takahara, T., Minamoto, T., Yamanaka, H., Doi, H., Kawabata, Z., 2012. Estimation of fish biomass using environmental DNA. *PLoS ONE.* 7(4), e35868, 8 p.
- Takahara, T., Minamoto, T., Doi, H., 2013. Using environmental DNA to estimate the distribution of an invasive fish species in ponds. *PLoS ONE.* 8(2), e56584, 5 p.
- Thomsen, P. F., Elias, S., Gilbert, M. T. P., Haile, J., Munch, K., Kuzmina, S., Froese, D. G., Sher, A., Holdaway, R. N., Willerslev, E., 2009. Non-destructive sampling of ancient insect DNA. *PLoS One.* 4(4), e5048, 6 p.
- Thomsen, Ph. F., Kielgast, J., Iversen, L. L., Wiuf, C., Rasmussen, M., Gilbert, M. Th. P., Orlando, L., Willerslev, E., 2011. Monitoring endangered freshwater biodiversity using environmental DNA. *Mol. Ecol.* 21(11), 2565–2573.
- Thomsen, Ph. F., Kielgast, J., Iversen, L. L., Møller, P. R., Rasmussen, M., Willerslev, E., 2012. Detection of a diverse marine fish fauna using environmental DNA from seawater samples. *PLoS ONE.* 7(8), e41732.
- Tomšovský M., Kolařík M., Paňoutová S. and Homolka L. Molecular phylogeny of European *Trametes* (Basidiomycetes, Polyporales) species based on LSU and ITS

- (nrDNA) sequences, *Nova Hedwigia*, 2006, 82(3-4): 269–280; doi:10.1127/0029-5035/2006/0082-0269
- Tréguier, A., Paillisson, J.-M., Dejean, T., Valentini, A., Schlaepfer, M.A., Roussel, J.-M., 2014. Environmental DNA surveillance for invertebrate species: advantages and technical limitations to detect invasive crayfish *Procambarus clarkii* in freshwater ponds. *J. Appl. Ecol.* 51(4), 871–879.
- Tringe, S. G., von Mering, C., Kobayashi, A., Salamov, A. A., Chen, K., Chang, H. W., Podar, M., Short, J. M., Mathur, E. J., Detter, J. C., Bork, P., Hugenholtz, P., Rubin, E. M., 2005. Comparative metagenomics of microbial communities. *Science*. 308(5721), 554–557.
- Tucker, T., Marra, M., Friedman, J. M., 2009. Massively parallel sequencing: The next big thing in genetic medicine. *Amer. J. Hum. Genet.* 85(2), 142–154.
- Turner, C. R., Barnes, M. A., Xu, Ch. C. Y., Jones, S. E., Jerde, Ch. L., Lodge, D. M., 2014. Particle size distribution and optimal capture of aqueous microbial eDNA. *Methods Ecol. Evol.* 5(7), 676–684.
- Venter, J. C., Remington, K., Heidelberg, J. F., Halpern, A. L., Rusch, D., Eisen, J. A., Wu, D., Paulsen, I., Nelson, K. E., Nelson, W., Fouts, D. E., Levy, S., Knap, A. H., Lomas, M. W., Nealson, K., White, O., Peterson, J., Hoffman, J., Parsons, R., Baden-Tillson, H., Pfannkoch, C., Rogers, Y.-H., Smith, H. O., 2004. Environmental genome shotgun sequencing of the Sargasso Sea. *Science*. 304(5667), 66–74.
- Willerslev, E., Hansen, A., Christensen, B., Steffensen, J.P., Arctander, P., 1999. Diversity of Holocene life forms in fossil glacier ice. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 96(14), 8017–8021.
- Willerslev, E., Hansen, A. J., Binladen, J., Brand, T. B., Gilbert, M. Th. P., Shapiro, B., Bunce, M., Wiuf, C., Gilichinsky, D. A., Cooper, A., 2003. Diverse plant and animal genetic records from Holocene and Pleistocene sediments. *Science*. 300(5620), 791–795.
- Willerslev, E., Hansen, A. J., Rønn, R., Brand, T. B., Barnes, I., Wiuf, C., Gilichinsky, D. A., Mitchell, D., Cooper, A., 2004. Long-term persistence of bacterial DNA. *Curr. Biol.* 14(1), R9–R10.
- Willerslev, E., Cappellini, E., Boomsma, W., Nielsen, R., Hebsgaard, M. B., Brand, T. B., Hofreiter, M., Bunce, M., Poinar, H. N., Dahl-Jensen, D., Johnsen, S., Steffensen, J. P., Bennike, O., Schwenninger, J.-L., Nathan, R., Armitage, S., Hoog, C.-J., de, Alifimov, V., Christl, M., Beer, J., Muscheler, R., Barker, J., Sharp, M., Penkman, K. E. H., Haile, J., Taberlet, P., Gilbert, M. Th. P., Casoli, A., Campani, E., Collins, M. J., 2007. Ancient biomolecules from deep ice cores reveal a forested southern Greenland. *Science*. 317(5834), 111–114.
- Yoccoz, N. G., Brathén, K. A., Gjellev, L., Haile, J., Edwards, E., Goslar, T., Stedingk, H., von, Brysting, A. K., Coissac, E., Pompanon, F., Sønstebo, J. H., Miquel, C., Valentini, A., Bello, F., de, Chave, J., Thuiller, W., Wincker, P., Cruaud, C., Gavory, F., Rasmussen, M., Gilbert, M. Th. P., Orlando, L., Brochmann, C., Willerslev, E., Taberlet, P., 2012. DNA from soil mirrors plant taxonomic and growth form diversity. *Mol. Ecol.* 21(15), 3647–3655.
- Zinger, L., Amaral-Zettler, L. A., Fuhrman, J. A., Horner-Devine, M. C., Huse, S. M., Welch, D. B. M., Martiny, J. B. H., Sogin, M., Boetius, A., Ramette, A., 2011. Global patterns of bacterial beta-diversity in seafloor and seawater ecosystems. *PLoS ONE*. 6(9), e24570, 11 p.

Стаття надійшла в редакцію: 25.01.2017

THEORETICAL AND PRACTICAL ISSUES OF ECOLOGY



B. A. Baranovski 

Cand. Sci. (Biol.), Sen. Res. Sci.

UDK 581.95+582

*Oles Honchar Dnipropetrovsk National University,
Gagarin av., 72, Dnipro, Ukraine, 49010*

DIFFERENTIATION OF NEW COENOMORPH IN CONTEXT OF THE BELGARD'S ECOMORPH SYSTEM DEVELOPMENT

Abstract. Nowadays, bioecological characteristics of species are the basis for flora and vegetation studying on the different levels. Bioecological characteristics of species is required in process of flora studying on the different levels such as biotopes or phytocenoses, floras of particular areas (floras of ecologically homogeneous habitats), and floras of certain territories.

Ramensky scale is the one of first detailed ecological scales on plant species ordination in relation to various environmental factors; it developed in 1938 (Ramensky, 1971). A little later (1941), Pogrebnyak's scale of forest stands was proposed.

Ellenberg's system developed in 1950 (Ellenberg, 1979) and Tsyganov's system (Tsyganov, 1975) are best known as the systems of ecological scales on vascular plant species; these systems represent of habitat detection by ecotopic ecomorphs of plant species (phytoindication).

Basically, the system proposed by Alexander Lyutsianovich Belgard was the one of first system of plant species that identified ectomorphs in relation to environmental factors. As early as 1950, Belgard developed the tabulated system of ecomorphs using the Latin ecomorphs abbreviation; he also used the terminology proposed in the late 19th century by Dekandol (1956) and Warming (1903), as well as terminology of other authors.

The article analyzes the features of Belgard's system of ecomorphs on vascular plants. It has certain significance and advantages over other systems of ecomorphs. The use of abbreviated Latin names of ecomorphs in tabular form enables the use shortened form of ones.

In the working scheme of Belgard's system of ecomorphs relation of species to environmental factors are represented in the abbreviated Latin alphabetic version (Belgard, 1950).

Combined into table, the ecomorphic analysis of plant species within association (ecological certification of species), biotope or area site (water area) gives an explicit pattern on ecological structure of flora within surveyed community, biotope or landscape, and on environmental conditions.

Development and application by Belgard the cenomorphs as «species' adaptation to phytocenosis as a whole» were completely new in the development of systems of ecomorphs and, in this connection, different coenomorphs were distinguished.

Like any concept, the system of ecomorphs by Belgard has the possibility and necessity to be developed and added. Long-time researches and analysis of literature sources allow to propose a new coenomorph in the context of Belgard's system of ecomorphs development: silvomargoant (species of

 Tel.: +38095-779-99-94. E-mail: boris_baranovski@mail.ru

DOI: 10.15421/031703

forest margin, from the Latin words margo – edge, boundary (Dvoretsky, 1976), margo – margin, ad margines silvarum – along the deciduous forest margins).

As an example of ecomorphic characterization of species according to the system of ecomorphs by Belgard (when the abbreviated Latin ecomorph names are used in tabular form and the proposed cenomorph is used), it was given the part of the table on vascular plants ecomorphs in the National Nature Park «Orelsky» (Baranovsky et al).

The Belgard's system of ecomorphs is particularly convenient and can be successfully applied to data processing in the ecological analysis of the flora on wide areas with significant species richness, and the proposed ecomorph will be another necessary element in the Belgard's system of ecomorphs.

Keywords: *ecological scales, environmental factors, habitats, ecomorphs, heliomorphs, hygromorphs, trophomorphs, halomorphs, cenomorphs, ecomorphic analysis.*

УДК 581.95+582

Б. А. Барановский канд. биол. наук, ст. науч. сотр.

*Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара
просп. Гагарина, 72, г. Днепр, Украина, 49010,
тел.: +38095-779-99-94, e-mail: boris_baranovski@mail.ru*

ВЫДЕЛЕНИЕ НОВОЙ ЦЕНОМОРФЫ В КОНТЕКСТЕ РАЗВИТИЯ СИСТЕМЫ ЭКОМОРФ А. Л. БЕЛЬГАРДА

Аннотация. В настоящее время биоэкологическая характеристика видов является основой для изучения флоры и растительности разных уровней. При изучении флор разных уровней флор: биотопов или фитоценозов, конкретных флор (флор экологически однородных местообитаний), флор определенных территорий необходима биоэкологическая характеристика видов.

Одной из первых экологических шкал видов растений по отношению к различным факторам среды была подробная шкала Л. Г. Раменского, разработанная еще в 1938 году (Ramensky, 1971). Немногом позже была предложена шкала экологии древесных пород П. С. Погребняка (Pogrebnyak, 1941).

Из систем экологических шкал видов сосудистых растений наиболее известны система Г. Эллэнберга, разработанная в 1950 году (Ellenberg, 1979) и система Д. Н. Цыганова (Ciganov, 1975), которые представляют диагностику местообитаний при помощи экотопических экоморф видов растений (фитоиндикацию).

Одной из первых систем экоморф видов растений по отношению к факторам среды была система, предложенная Александром Люциановичем Бельгардом. А. Л. Бельгард еще в 1950 году (используя терминологию, предложенную в конце 19 столетия Декандалем (Dekandol, 1956) и Вармингом (Warming, 1903), а также другими авторами, разработал систему экоморф в табличном варианте, применив сокращенные латинские названия экоморф.

В статье приведен анализ особенностей системы экоморф сосудистых растений А. Л. Бельгарда. Она имеет определенное значение и преимущества перед другими системами экоморф. Применение сокращенных латинских названий экоморф дает возможность их использования в табличной форме.

В рабочей схеме экоморф А. Л. Бельгарда представлены в сокращенном латинском буквенном варианте отношения видов к факторам среды (Belgard, 1950).

Объединенный в таблицу, экоморфический анализ видов сообщества (экологическая паспортизация видов), биотопа или участка территории (акватории) дает явное представление и об экологической структуре флоры данного сообщества, биотопа или ландшафта, и об условиях среды.

Абсолютно новым в системах экоморф была разработка и применение А. Л. Бельгардом ценоморфы – как «приспособления видов к фитоценозу в целом» и в связи с этим – выделение различных ценоморф.

Как и любое учение, система экоморф А. Л. Бельгарда имеет возможность и необходимость развития и дополнения. Многолетние исследования и анализ литературных данных позволяют предложить в контексте развития системы экоморф сосудистых растений А. Л. Бельгарда новую ценоморфу – сильвомаргоант (опушечный вид, от латинских слов margo – край, межа, граница (Dvoretsky, 1976), margo – опушка, margino – окаймлять, ad margines silvarum – по опушкам лиственных лесов (Kirpichnikov, Sabinkova, 1977).

Для примера экоморфической характеристики видов по системе экоморф А. Л. Бельгарда, в которой в табличной форме использованы сокращенные латинские названия экоморф (и новая ценоморфа) приведена часть таблицы экоморф сосудистых растений национального природного парка «Орельский» (Baranovsky et al., 2017).

Система екоморф А. Л. Бельгарда особенно удобна и может успешно применяться для обработки данных при экологическом анализе флоры больших территорий со значительным видовым богатством, а предложенная екоморфа будет еще одними необходимым элементом в системе екоморф А. Л. Бельгарда.

Ключевые слова: экологические шкалы, факторы среды, местообитания, екоморфы, гелиоморфы, гигроморфы, трофоморфы, галоморфы, ценоморфы, екоморфический анализ.

УДК 581.95+582

Б. А. Барановський канд. біол. наук, ст. наук. співр.

*Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара,
просп. Гагаріна, 72, м. Дніпро, Україна, 49010,
тел.: +38095-779-99-94, e-mail: boris_baranovski@mail.ru*

ВИДІЛЕННЯ НОВОЇ ЦЕНОМОРФИ В КОНТЕКСТІ РОЗВИТКУ СИСТЕМИ ЕКОМОРФ О. Л. БЕЛЬГАРДА

Анотація. Нині біоекологічна характеристика видів є основою для вивчення флори і рослинності різних рівнів. При вивченні флор різних рівнів: біотопів або фітоценозів, конкретних флор (флор екологічно однорідних місцезростань), флор певних територій потрібна біоекологічна характеристика видів.

Однією з перших екологічних шкал видів рослин по відношенню до різних факторів середовища була докладна шкала Л. Г. Раменського, яку він розробив ще у 1938 році (Ramensky, 1971). Трохи пізніше була запропонована шкала екології деревних порід П. С. Погребняка (Pogrebnyak, 1941).

Із екологічних шкал видів судинних рослин найбільш відома система Г. Елленберга, що розроблена у 1950 році (Ellenberg, 1979), і система Д. Н. Циганова (Ciganov, 1975). Вони являють собою діагностику місцезростань за допомогою екологічних екоморф видів рослин (фітоіндикацію).

Однією з перших систем екоморф була система, запропонована Олександром Люціановичем Бельгардом. О. Л. Бельгард ще в 1950 році (використовуючи термінологію, запропоновану у кінці 19 століття Декандалем (Dekandol, 1956) і Вармінгом (Warming, 1903, а також іншими авторами, розробив систему екоморф в табличному варіанті, використовуючи скорочені латинські назви екоморф.

У статті приведено аналіз особливостей системи екоморф судинних рослин О. Л. Бельгарда. Вона має певне значення і переваги перед іншими системами екоморф. Застосування скорочених латинських назв екоморф дає можливість їх використання у табличній формі.

У робочій схемі екоморф О. Л. Бельгарда представлені в скороченому латинському буквенному варіанті відношення видів до чинників середовища (Belgard, 1950).

Об'єднаний в таблицю, екоморфічний аналіз видів угруповання (екологічна паспортизація видів), біотопу або ділянки території (акваторії) дає явне уявлення і про екологічну структуру флори цього угруповання, біотопу або ділянки території (акваторії), і про умови середовища.

Абсолютно новим в системах екоморф була розробка та застосування Бельгардом ценоморфи як «приспосовування видів до фітоценозу в цілому» і у зв'язку з цим – виділення різних ценоморф.

Як і будь-яке вчення, система екоморф О. Л. Бельгарда має можливість і необхідність розвитку і доповнення. Багаторічні дослідження і аналіз літературних даних дозволяють запропонувати в контексті розвитку системи екоморф судинних рослин О. Л. Бельгарда нову ценоморфу – сільвомаргоант (узлісний вид, від латинських слів *margo* – край, межа (Dvorcecky, 1976), *margo* – узлісся, *margino* – облямовувати, *ad margines silvarum* – по узліссях листяних лісів (Kirpichnikov, Sabinkova, 1977).

Для прикладу екоморфічної характеристики видів по системі екоморф О. Л. Бельгарда, у якій в табличній формі використані скорочені латинські назви екоморф (і нової ценоморфи), наведено частину таблиці екоморф судинних рослин національного природного парку «Орільський» (Baranovsky et al., 2017).

Система екоморф О. Л. Бельгарда особливо зручна і може успішно застосовуватися для обробки даних при екологічному аналізі флори великих територій зі значним видовим багатством, а запропонована екоморфа буде ще одним необхідним елементом у системі екоморф О. Л. Бельгарда.

Ключові слова: екологічні шкали, фактори середовища, місцезростання, екоморфи, гелиоморфи, гігроморфи, трофоморфи, галоморфи, ценоморфи, екоморфічний аналіз.

ВВЕДЕНИЕ

Общеизвестно, что экоморфы (от греч. *oikos* – дом, место и *morphe* – форма) (Dvorecky, 1976; Kirpichnikov, Sabinkova, 1977) – это жизненные формы организмов (растений, животных, грибов) по отношению к условиям внешней среды.

С пятидесятих годов 20 столетия начали разрабатываться системы, включающие комплекс экоморф: по отношению к температуре, свету, влажности, богатству почвы, минерализации и пр.

К ним в первую очередь относятся системы Раменского (Ramensky, 1971), Элленберга (Ellenberg, 1979), Цыганова (Ciganov, 1975).

Одной из первых систем экоморф была система, разработанная Александром Люциановичем Бельгардом.

А. Л. Бельгард еще в 1950 году, используя терминологию, предложенную Декан্ডолем (Dekandol, 1956) и Вармингом (Warming, 1903) в конце XIX столетия, разработал систему экоморф в табличном варианте, используя сокращенные латинские названия экоморф.

Система экоморф Бельгарда получила свое развитие в ряде фундаментальных трудов по экологии растений и фитоценологии, может применяться достаточно широко для оценки структуры фитоценозов, экологической характеристики флор надценоотических уровней, а также для оценки состояния среды по основным ее физико-химическим параметрам.

Совершенно новым в разработке систем экоморф было применение А. Л. Бельгардом ценоморфы – как «приспособления видов к фитоценозу в целом» и в связи с этим – выделение различных ценоморф.

Как и любое учение, система экоморф А. Л. Бельгарда имеет возможность развития и дополнения. Многолетний анализ экологии видов в природной среде вызвал потребность введения новой ценоморфы: *сильвомаргоант* (опушечный вид).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводились по общепринятым методикам изучения флоры сосудистых растений. Ценоморфический анализ видов проведен на основе собственных исследований, гербарных материалов и литературных источников (Belgard, 1950; Flora USSR, 1935–1965; *Opredelitel visschih rastenij Ukraini*, 1987; Tarasov, 2012; *Ekoflora Ukraini*, 2000; Baranovsky, 2000). Латинские названия видов даны согласно принятой в Украине номенклатуре таксонов (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Истоки понятия «экоморфа» находятся еще в трудах древних философов: Теофраста, Аристотеля и др. Более-менее четкие представления о группах растений по отношению к физико-географическим факторам предложены в конце 19 столетия Декан্ডолем (Dekandol, 1956) и Вармингом (Warming, 1903). Одним из первых достаточно полную систему распределения видов по отношению их к факторам среды (не называя их экоморфами) в первой половине 20 столетия разработал Л. Г. Раменский (Ramensky L. G. 1971.). Немногом позже была предложена шкала экологии древесных пород П. С. Погребняка (1941).

В середине 20 столетия системы оценки факторов среды по отношению к приспособлению к ним растений предложил Х. Элленберг (Ellenberg, 1979), а со второй половины века – Д. Н. Цыганов (Ciganov, 1975). Они представляют диагностику местообитаний при помощи экотопических экоморф видов растений (фитоиндикацию).

Одной из первых систем экоморф была система, предложенная Александром Люциановичем Бельгардом (Belgard, 1950). Как пишет Д. М. Цыганов (1975): «Система экоморф по отношению видов к режимам основных прямодействующих

факторов была предложена А. Л. Бельгардом, где он пытался сгруппировать виды по их экологической приуроченности: ксерофиты, мезофиты, олиготрофы, мезотрофы, эвтрофы, гелиофиты, сциофиты и другие (Belgard, 1950)».

А. Л. Бельгард еще в 1950 году, используя терминологию, предложенную Декандалем (Dekandol, 1956) и Вармингом (Warming, 1903), разработал оригинальную систему экоморф в табличном варианте, используя сокращенные латинские названия экоморф. Бельгард, разработав такую форму еще в середине XX столетия, как бы предугадал возможность использования компьютерной техники для оценки структуры сообществ и изменений среды при помощи системы экоморф, объединенных в таблицу с применением их сокращенных латинских названий.

В своей системе экоморф А. Л. Бельгард впервые применил термин «ценоморфа», который показывает приуроченность вида к тому или иному фитоценозу: Sil (Silvaticus) – сильвант (лесной вид), St (Stepposus) – степант (степной), Pr (Pratensis) – пратант (луговой), Pal (Paludosus) – палюдант (болотный), Aq (Aqantus) – аквант (водный), Ps (Psammophyton) – псаммофант (песчаный), Pt (Petrophyton) – петрофит (петрант) (каменистый), Ru (Ruderatus) – рудерант (сорный), H (Halophyton) – галофит (вид засоленных почв), Cu (Cultus) – культурант (культурный) и пр.

Если в шкале режимов основных прямодействующих факторов Элленберга, разработанной также в 1950 году (Ellenberg, 1979), в основу положены характеристики среды на основе фитоиндикации (наличия видов разных гигроморф), то в системе Бельгарда та или иная гигроморфа отражает способность видов произрастать на почвах с той или иной степенью увлажненности, т. е. является их экологической характеристикой.

Система экоморф А. Л. Бельгарда применима не только для характеристики лесных или других фитоценозов (Belgard, 1950), но и для экологической характеристики флор надценотического уровня (Mirkin, Naumova, 2012; Matveev, 2006) – отдельных ландшафтов, природных комплексов, географических территорий, крупных объектов природно-заповедного фонда (Baranovsky et al., 2017) и пр.

Особенно ее применение необходимо для характеристики флор территорий с разнообразными физико-географическими условиями и значительным биологическим разнообразием (территории пойм или долин больших и средних рек) в сравнении с другими природными комплексами (Schindler et al., 2016).

Совершенно новым в системе экоморф было применение А. Л. Бельгардом ценоморф, показывающих приуроченность видов к тем или иным фитоценозам.

Здесь А. Л. Бельгард также использует латинские обозначения ценоморф, (Belgard, 1950). Простая ценоморфа, например сильвант (Sil – Silvaticus) (лесной вид), обозначает приуроченность вида к тому или иному фитоценозу, а сложная (SilPr – лесо-луговой) – показывает принадлежность вида к разным фитоценозам, т. е. – его ценотическую амплитуду.

Система ценоморф, как часть общей системы экоморф Бельгарда, получила свое применение в ряде работ фундаментального и прикладного направления по экологии растений и фитоценологии (Ekoflora Ukraini, 2000; Tarasov, 1981, 2012; Matveev, 2006). В многотомном издании «Экофлора Украины» (2000–2010) в основу системы экоморф положена схема Цыганова с числовыми градациями факторов среды, однако в разделе «ценотоп» использована система ценоморф Бельгарда (Belgard, 1950). Система экоморф Бельгарда особенно удобна и может успешно применяться для обработки данных при экологическом анализе флоры больших территорий со значительным видовым богатством (Baranovsky et al., 2017), так как дает возможность компьютерной обработки – подсчета количества видов различных экоморф.

Как и любое учение, система экоморф А. Л. Бельгарда имеет возможность и необходимость развития и дополнения. Многолетний анализ экологии видов в

природной среде (Belgard, 1950, Tarasov, 1981, 2012; Baranovsky, 2000, 2008, Baranovsky, Aleksandrova, 2005, Matveev, 2006) вызвал потребность введения новой ценоморфы: сильвомаргоант – опушечный вид, от латинского margo – край, межа, граница (Dvorecky, 1976), margo – опушка, margino – окаймлять, ad margines silvarum – по опушкам лиственных лесов (Kirpichnikov M. E. Sabinkova, 1977).

Виды сосудистых растений лесных опушек ввиду специфичности природных условий этого биотопа представляют особую экоморфу. Это особенно относится к опушечным биотопам степной зоны, где недостаток увлажнения, как лимитирующий фактор, более значим и проявляется в более отличимых градациях вариантов. Растения лесных опушек и полян выделяются в отдельную группу (Rasteniya lesnih poljan i opushek, 1986). Раньше, при экоморфическом анализе, авторы относили их к степным либо к лесным видам (Tarasov, 2012; Baranovsky, 2000; Matveev, 2006). Однако большинство из отнесенных к степнякам не являются типичными представителями степных биотопов, а отнесенные к сильвантам – практически не встречаются в подлеске.

Для примера можно привести анализ ценоморф семейства гвоздичных НПП «Орельский» как пример использования новой экоморфы – сильвомаргоанта (таблица).

Анализ ценоморф представителей семейства гвоздичных НПП «Орельский» как пример использования новой экоморфы – сильвомаргоанта (Baranovsky et al., 2017)

№ п/п	Вид	Гелио-морфы	Гигро-морфы	Ценоморфы по В. В. Тарасову (2012)	Ценоморфы (с новой ценоморфой)
1.	Cerastium holosteoides Fries.	ScHe	Ms	SilPr	SMnPr
2.	Coronaria flos-cuculi (L.) A.Br.	ScHe	MsHg	SilPr	SMnPalPr
3.	Elisanthe noctiflora (L.) Rupr.	ScHe	XMs	SilPr	SMnPr
4.	Melandrium album (Mill.) Garcke	ScHe	MsX	SilPr	StRuSMn
5.	Oberna behen (L.) Ikonn.	HeSc	XMs	SilPr	RuSMnPr
6.	Saponaria officinalis L.	ScHe	Ms	SilPr	RuSMnPr
7.	Silene tatarica (L.) Pers.	ScHe	XMs	PsPr	SMnPsPr
8.	Stellaria graminea L.	ScHe	Ms	(Ru)SilPr	SMnPr

Обозначения: гелиоморфы: He (Heliophyton) – гелиофит (солнцелюбивый); Sc (Sciophyton) – сциофит (теневыносливый). Гигроморфы: Ms (Mesophyton) – мезофит (вид местообитаний среднего увлажнения; X (Xerophyton) – ксерофит (вид сухих местообитаний). Ценоморфы: Pal (Paludosus) – палюдант (болотный); Pr (Pratensis) – пратант (луговой); Ru (Ruderatus) – рудерант (сорный); Sil (Silvomargoantus) – сильвомаргоант (опушечный).

Как показывает анализ важнейших для этого случая экоморф, большинство видов по отношению к режиму освещенности относятся к сциогелиофитам или же к гелиосциофитам. В отношении приспособления к режиму увлажнения их диапазон достаточно широкий: от мезоксерофитов до мезогигрофитов. Ценоморфы их обычно смешанные.

ВЫВОДЫ

При изучении флор разных уровней материалы исследований включают списочный состав видов и их биоэкологическую характеристику, выраженную в системе экоморф.

Одной из первых систем экоморф была система экоморф сосудистых растений, предложенная еще в 1950 году Александром Люциановичем Бельгардом. Она имеет то неоспоримое преимущество, что благодаря использованию сокращенных латинских названий экоморф в табличном варианте очень удобна для анализа больших по объему флористических списков с экологической характеристикой видов.

Система экоморф А. Л. Бельгарда имеет возможность и необходимость развития и дополнения.

Виды сосудистых растений лесных опушек ввиду специфичности природных условий этого биотопа представляют особую экоморфу. Многолетний анализ экологии видов в природной среде вызвал потребность введения новой ценоморфы: сильвомаргоант – опушечный вид. Она более полно отражает условия данного биотопа и экологические особенности видов, здесь произрастающих.

Система экоморф Бельгарда может успешно применяться при анализе флоры больших территорий со значительным видовым богатством (Baranovsky et al., 2017), так как дает возможность компьютерной обработки – подсчета количества видов различных экоморф. Предложенная ценоморфа (сильвомаргоант) будет еще одним важным элементом в системе экоморф А. Л. Бельгарда.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Baranovsky, B. A., 2005. Rastytelnost poymennykh vodoemov Prysamarya dneprovskoho [The vegetation of floodplain reservoirs Prsamarya Dnieper]. Pytannya stepovoho lisoznavstva ta lisovoyi rekultyvatsiyi zemel 34, 90–94 (in Russian).
- Baranovsky, B. O., 2008. Analiz florystychnoho riznomanittya richkovykh dolyn Prysamarya na suchasnomu etapi doslidzhen [Analysis of floristic diversity river valleys Prysamarya at the current stage of research]. Pytannya stepovoho lisoznavstva ta lisovoyi rekultyvatsiyi zemel 37, 91–94 (in Ukrainian).
- Baranovsky, B. O., 2009. Fitoindykatsiyna otsinka ekolohichnoho stanu vodoym baseynu r. Samary [Fitoindykatsiyna assessment of the ecological state of water basin river Samara]. Pytannya stepovoho lisoznavstva ta lisovoyi rekultyvatsiyi zemel 38, 52–58 (in Ukrainian).
- Baranovsky, B. A., Aleksandrova, A. A., 2005. Fytoraznoobrazye osnovnykh ekotopov pojmy r. Samary [The vegetation of floodplain reservoirs Prsamarya Dnieper]. Ecology and Noospherology 16(3–4), 135–144 (in Russian).
- Baranovsky, B. A., Manjuk, V. V., Ivanjko, I. A., Karmisova, L. A., 2017. Analis flori nacionalnogo prirodnogo parka «Orilsky». Dnipro: Vid-vo «Lira».
- Belgard, A. L., 1950. Lesnaya rastitelnost yugovostoka USSR [Forest vegetation of southeast Ukrainian SSR]. KSU, Kiev (in Russian).
- Ciganov, D. N., 1975. Sistema ekomorf i indikacija osnovnykh ekologicheskikh regionov mestoobitany [The system of ecomorphs and indication of the main ecological regions of habitats]. Ekologia 6, 15–22 (in Russian).
- Dvorecky, I. H., 1976. Latinsko-russky slovar [Latin-Russian Dictionary]. Russky jasik, Moscow (in Russian).
- Dekandol, A., 1956. Geografiya rasteniy [Geography of plants] (in Russian).
- Ekoflora Ukraini 1, 2000. [Ecoflora of Ukraine 1]. Fitosociocentr, Kyiv (in Ukrainian)
- Ekoflora Ukraini 2, 2004. [Ecoflora of Ukraine 2]. Fitosociocentr, Kyiv (in Ukrainian)
- Ekoflora Ukraini 3, 2002. [Ecoflora of Ukraine 3]. Fitosociocentr, Kyiv (in Ukrainian)
- Ekoflora Ukraini 5, 2007. [Ecoflora of Ukraine 5]. Fitosociocentr, Kyiv (in Ukrainian)
- Ekoflora Ukraini 6, 2010. [Ecoflora of Ukraine 6]. Fitosociocentr, Kyiv (in Ukrainian)
- Ellenberg, H., 1979. Zeigerverte der Gefassphlancen Mitteleuropas // Scripta geobot. 9, 1–121.
- Flora USSR [Flora USSR], 1935–1965. Kiev. 1–12.
- Kirpichnikov, M. E., Sabinkova, N. N., 1977. Russko-latinsky slovar dlja botanikov. [Russian-Latin Dictionary for Botanists]. Moscow, Leningrad (in Russian)
- Matveev, N. M., 2006. Bioekologicheskii analiz flori i rastitelnosti (na primere lesostepnoy i stepnoy polosy) [Bioecological analysis of flora and vegetation on the example of the forest-steppe and steppe strip]. Samara «Samarsky universitet» (in Russian)
- Mirkin, B. M., Naumova, L. G., 2012. Sovremennoe sostojanie osnovnykh koncepciy nauki o rastitelnosti. [The current state of the basic concepts of the science of vegetation]. Ufa (in Russian).
- Mosyakin, S. L., Fedoronchuk, M. M., 1999. Vascular plants of Ukraine (Nomenclatural checklist). Naukova dumka, Kyiv.
- Opredelitel visschih rastenij Ukraini, 1987. [The determinant of higher plants of Ukraine]. Kiev (in Russian).
- Pogrebnjak, P. S., 1955. Osnovi lesnoj tipologii. [Basics of forest typology]. Kiev (in Russian).
- Ramensky L. G. 1971. Problemi i metodi isuchenija rastitelnogo pokrova. [Problems and methods of studying vegetation]. Isbrannie raboti. Nauka, Leningrad (in Russian).

- Rastenija lesnih poljan i opushek, 1986. [Plants of forest glades and fringes]. Serija Rastitelnyy mir Moldavii. Kishinjov, Schtiinca (in Russian).
- Schindler, S., O'Neill, F. H., Biró, V., Damm, C., Gasso, V., Kanka, R., Sluis, T., Krug, A., Lauwaars, S. G., Sebesvari, Z., Pusch, M., Baranovski, B., Ehlert, T., Neukirchen, B., Martin, J. R., Euller, K., Mauerhofer, V., Wrbka, T., 2016. Multifunctional floodplain management and biodiversity effects: a knowledge synthesis for six European countries. *Biodiversity and Conservation* 25, 1349–1382.
- Tarasov, V. V., 2012. Flora Dnipropetrovskoy ta Zaporizkoy oblastey [Dnipropetrovsk and Zaporizhia regions flora]. DNU, Lira, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Warming, E., 1902-1903. Raspredelenie rastenij v zavisimosti ot vneschnih uslovij – (Ojkologicheskaja geografija rastenij) [Distribution of plants depending on external conditions] Spb., Brokhaus – Efron–Vip. 1–3 (in Russian).

Стаття надійшла в редакцію: 20.05.2017

BIOGEOCENOLOGY, GEOBOTANY AND PHYTOCENOLOGY



T. V. Parpan 

Cand. Sci. (Biol.), Sen. Res.

UDK 581.524.3

*Ukrainian Research Institute of Mountain Forestry,
Hrushevskoho str., 31, Ivano-Frankivsk, Ukraine, 76018*

CENOPOPULATION STRUCTURE OF CLIMAX FOREST STANDS OF FORMATION OF BEECH FORESTS IN UKRAINIAN CARPATHIANS

Abstract. Logging in the mountainous conditions of the Carpathians has transformed the forest cover into a continuous succession system. Climax exemplary communities which are subject to protection and research according to the position of structure and dynamics on the population methodological basis, to have survived on an insignificant area in the reserves and protective categories of forests. The cenopopulation paradigm considers the edificator species (spruce, fir, beech, pine) as a system of interacting geographic, food and elementary populations.

The structure of climax uneven-aged coenopopulations of formation of the beech forest is considered as natural climax cenoses that have arisen as a result of endo- or exogenous successions due to climatic and edaphic conditions. Their dynamic equilibrium is supported by the variability of the spatial mosaic structure through the age-old turnover of generations.

The distribution of trees by diameter in climax forest stands is characterized by three types: reverse s-shaped, j-shaped and bell-shaped with right-sided asymmetry. The inverse s-type distribution type is the main one and occupies 77 % of trial plots. The types of reverse j-shaped and bell-shaped with right-side asymmetry are encountered respectively in 2 and 21 % of the trial plots.

Vertical stratification in climax beech cenoses distinguishes four functional tiers-horizons, or spatial ecological niches. There is a possibility to forecast the directions of successions by species composition in tiers. In mixed dark-coniferous-beech stands, the beech occupies a dominant position, and fir, and especially spruce, a regressive position.

The age structure of climax forest stands is presented to 6 age groups: pre-generative - juvenile and imature and virginal; generative – young, middle-aged, ripe and old (overmature). According to number of climax coniferous/beech and beech stands the full-member beech cenopopulations predominate. The age spectra of fir and spruce, maple-sycamore, ash, and elm are usually unequal, or fragmentary. On average, one hectare in climax coniferous/beech and beech stands include 174–235 individuals of generative generation – 42–52 – fir, 5–16 – spruce, 5–10 – maple-sycamore and ash tree. The timber stock in half (50–60 %) is concentrated in overmature and 25 % in mature age condition. Introduction of the population paradigm in forest synecology discover a new opportunity to divide the stand of the age generation and treat them as old-growth forests and virgin forests which form a set of key species of cenopopulations, and also determine the direction of succession.

Key words: *cenopopulation, structure, climax, formation, European beech.*

 Tel.: +38050-690-08-13. E-mail: tarasparpan@gmail.com

DOI: 10.15421/031704

Український науково-дослідницький інститут гірського лісництва
ім. П. С. Пастернака, вул. Грушевського, 31, м. Івано-Франківськ, Україна, 76018,
тел.: +38050-690-08-13, e-mail: tarasparpan@gmail.com

ЦЕНОПОПУЛЯЦІОННА СТРУКТУРА КЛІМАКСОВИХ ДРЕВОСТОЯВ ФОРМАЦІЇ БУКОВИХ ЛІСІВ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Анотація. Лісосічне господарство в гірських умовах Карпат перетворило лісовий покрив в суцільну сукцесійну систему. На незначній площі в заповідниках і захисних категоріях лісів збереглися клімаксові еталонні ценози, які підлягають охороні і дослідженню з позицій структури і динаміки на популяційній методологічній основі. Ценопопуляційна парадигма розглядає едифікаційні види (*Picea abies*, *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Pinus silvestris*) як систему взаємодіючих географічних, едафічних і елементарних популяцій.

Структура клімаксових різновікових ценопопуляцій формації букових лісів розглядається як природні клімаксові ценози, які виникли в результаті енто-, екзогенних сукцесій, обумовлених кліматичними і едафічними умовами, а їх динамічне рівноваження підтримується змінністю мозаїчної просторової структури з-за вікового обороту поколінь.

В клімаксових древостоях розподіл дерев за діаметрами характеризується трьома типами: зворотним s-образним, j-образним і колоколообразним з правосторонньою асиметрією. Зворотний s-образний тип розподілу є основним для 77 %, а зворотний j-образний і колоколообразний з правосторонньою асиметрією зустрічаються відповідно на 2 і 21 % досліджуваних пробних площах.

В вертикальній стратифікації в букових клімаксових ценозах виділяються чотири функціональні яруса-горизонти, або просторові екологічні ніші. За видовим складом в ярусах прогноуються напрями сукцесій. В змішаних темно-хвойно-букових древостоях бук займає домінуюче, а пихта і особливо ель – регресивне положення.

Вікова структура клімаксових древостояв представлена 6 віковими групами: догенеративної – ювенільно-іматурної і віргінійської; генеративної – молодий, середньовіковий, зрілий і старий (перестійний). За чисельності в клімаксових хвойно-букових і букових древостоях домінує повноцільна ценопопуляція бука. Вікові спектри пихти і ели, клена-явора, ясеня, ільма, як правило, неповноцільні, або фрагментарні. В середньому на одному гектарі в клімаксових хвойно-букових і букових древостоях на генеративному поколінні бука приходиться 174–235 особей, 42–52 – пихти, 5–16 – ели, 5–10 – клена-явора і ясеня звичайного. Запас деревини наполовину (50–60 %) сконцентрований в перестійному і на 25 % – в зрілому віковому періоді. Введення популяційної парадигми в лісову синєкологію відкриває нову можливість диференціювати древостой за віковими поколіннями і трактувати їх як старовікові і дев'яні ліси, формуючі сукупність ценопопуляцій ключових видів і визначаючих напрями сукцесії.

Ключові слова: ценопопуляція, структура, клімакс, формація, бук європейський.

Український науково-дослідницький інститут гірського лісництва
ім. П. С. Пастернака, вул. Грушевського, 31, м. Івано-Франківськ, Україна, 76018,
тел.: +38050-690-08-13, e-mail: tarasparpan@gmail.com

ЦЕНОПОПУЛЯЦІОННА СТРУКТУРА КЛІМАКСОВИХ ДРЕВОСТАНІВ ФОРМАЦІЇ БУКОВИХ ЛІСІВ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Анотація. Лісосічне господарство в гірських умовах Карпат перетворило лісовий покрив в суцільну сукцесійну систему. На незначній площі в заповідниках і захисних категоріях лісів збереглися клімаксові еталонні ценози, які підлягають охороні і дослідженню з позицій структури і динаміки на популяційній методологічній основі. Ценопопуляційна парадигма

розглядає едифікаторні види (*Picea abies*, *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Pinus silvestris*) як систему взаємодіючих географічних, едафічних та елементарних популяцій.

Структура клімаксових різновікових ценопопуляцій формації букових лісів розглядається як природні клімаксові ценози, які виникли в результаті ендо-, екзогенних сукцесій, обумовлених кліматичними і едафічними умовами, а їх динамічна рівновага підтримується мінливістю просторової мозаїчної структури через віковий оборот поколінь.

У клімаксових деревостанах розподіл дерев за діаметрами характеризується трьома типами розподілу: оберненим s-подібним, j-подібним та дзвоноподібним з правобічною асиметрією. Обернений s-подібний тип розподілу є основним і трапляється на 77 % пробних площ. Обернений j-подібний та дзвоноподібний з правобічною асиметрією зустрічаються відповідно на 2 і 21 % дослідних ділянок.

У вертикальній стратифікації букових клімаксових ценозів виділяються чотири функціональних яруси-горизонти, або вертикальні просторові екологічні ніші. За видовим складом у ярусах можна прогнозувати напрямки сукцесій. У мішаних темно-хвойно-букових деревостанах бук займає домінантне, а ялиця і особливо ялина регресивне положення.

Вікова структура клімаксових деревостанів представлена 6 віковими групами: догенеративною – ювенільно-іматурною та віргінільною; генеративною – молодю, середньовіковою, стиглою і старою (перестійною). За чисельністю в клімаксових хвойно-букових і букових деревостанах домінує повночленна ценопопуляція бука. Вікові спектри ялиці і смереки (ялина), клена-явора, ясеня, ільма, як правило, неповночленні, або фрагментарні. У середньому на одному гектарі у клімаксових хвойно-букових і букових деревостанів на генеративне покоління бука припадає 174–235 особин, 42–52 – ялиці, 5–16 – смереки, 5–10 – клена-явора і ясеня звичайного. Запас деревини наполовину (50–60 %) зосереджений у перестійному і на 25 % – у стиглому віковому періоді. Упровадження популяційної парадигми в лісову синекологію відкриває нову можливість членувати деревостани на вікові покоління і трактувати їх як старовікові ліси і праліси, що формують сукупність ценопопуляцій ключових видів і визначають напрямки сукцесії.

Ключові слова: ценопопуляція, структура, клімакс, формація, бук європейський.

ВСТУП

Використання лісів Українських Карпат лісосічним господарством перетворило лісовий покрив у суцільну сукцесійну систему. Сучасний розподіл лісів за віковими групами такий: на молодняки припадає 17,8 % площі гірських лісів, середньовікові – 46,2, пристигаючі – 14,1, стиглі – 14,9, перестиглі – 6,9 %. У лісовому покриві за віковою структурою виділяються умовно одновікові, умовно різновікові і різновікові деревостани (Markiv, 1982; Markiv, Pitikin, 1986; Tsarik, 1991; Tsurik, 1974). Для розробки екологічних методів охорони, раціонального використання лісів, планування переформування деревостанів за структурою, наближеною до природних дендроценозів (Cherniavskiy et al., 2011; Krynytskyi, 2012), суттєвий вклад може внести популяційна біологія рослин, яка за функціональною організацією ценозів розглядається як система взаємодіючих популяцій (Parpan V. et al., 2012; Sannikov, Parpan V., 1990; Zlobin, 1989; Vorobev, 1953; Vostochnoevropeyskie lesa., 2004). Необхідно розвивати теоретичне уявлення про принципи організації клімаксових деревостанів як еталонних ценозів, зіставляти клімаксові і сукцесійні екосистеми, що дозволяє оцінити сукцесійний статус деревостанів (Smirnova et al., 1987, 1989; Smirnova, 1998; Bugmann, 2006; Clements, 1916, 1936), стратегічно визначити основи відновлення функціональної суті карпатських лісів (Holubets, 2016).

Наукові дані з сукцесій і клімаксу деревостанів Карпат відносно фрагментарні (Chistjakova, Parpan V., 1991; Parpan V., Chistjakova, 1990; Parpan V., 1994; Parpan V., Stoiko, 1999; Sannikov, Parpan V., 1990; Smirnova, 2004). Наукові публікації відносяться до ресурсних лісівничо-таксаційних (Markiv, 1982; Markiv, Pitikin, 1986; Molotkova, 1968; Parpan V., Markiv, 1982; Parpan V., Pitikin, 1982). Ценопопуляційний підхід розглядається в наукових публікаціях рідко (Chernevyi, 2016; Svarnik, 1988; Tsarik, 1991; Tretiak, Chernevyi, 2015; Parpan V., 1994; Parpan T., 2004; Sannikov et al.,

2011; Sannikov et al., 2012; Vostochnoevropeyskie lesa..., 2004; Parpan V. et al., 2009). Використання популяційної парадигми в лісовій екології дозволяє зробити новий крок у розвитку теоретичних уявлень про клімакс і сукцесії, розкрити теоретичні аспекти лісових сукцесій, їх використання для побудови математично-екологічних моделей (Bormann, Likens 1979; Bugmann, 2006; Parpan T., 2006; Parpan V. et al., 2009; Tansley, 1935; Cleason, 1927; Korpel, 1989; Clements, 1936), методів охорони, використання та ін. З позицій популяційної біології клімакс лісових ценозів – це відносно стабільний стан рослинності, який виник в результаті екзо- і ендегенних сукцесій, обумовлений кліматичними і едафічними умовами (Clements, 1936), а підтримання динамічної рівноваги реалізується в результаті поступового обороту поколінь дендроценопопуляцій (Sannikov, Parpan V., 1990; Vostochnoevropeyskie lesa..., 2004). За таких умов популяційну біологію деревних рослин розуміють як науку про взаємозв'язки генетичних, екологічних і географічних закономірностей структури, функцій, динаміки і мікроеволюцій популяцій (Uranov, 1975; Vostochnoevropeyskie lesa..., 2004; Sannikov et al., 2011; Zaugolnova, 1988). Популяційна парадигма розглядається у двох аспектах – популяційно-генетичному і ценопопуляційному (Malynovskyi, 1986; Tsarik, 1991; Zlobin, 1989) і характеризується відносною однорідністю генофонду і фенотипічних характеристик, а основою такого підходу є теорія онтогенезу виду з поділом на періоди і вікові стани (Rabotnov, 1964; Uranov, 1975; Sannikov et al., 2012).

Незважаючи на таку очевидність проблеми, засади популяційної парадигми у сучасному лісознавстві і лісівництві практично не враховуються через відсутність визначеності базових популяційних понять щодо об'єкту, завдання, методів досліджень онтогенезу деревних видів та сукцесійний статус деревної рослинності, їх дендрометричну структуру і просторову організацію та ін.

Метою даної роботи було показати на основі власних досліджень ценопопуляційну структуру та організацію клімаксових деревостанів, їх вікову, розмірну за діаметром, висотно-ярусну структуру, особливості їх стабільності у формації букових лісів Карпат.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Трактування формації і субформації прийнято за М. А. Голубцем (Holubets, 2007), тип лісу і тип деревостану – за Д. В. Воробйовим (Vorobev, 1953), які детально охарактеризовані в спеціальних публікаціях (Belgard, 1971; Herushynskyi, 1996; Parpan V., 1996; Parpan T., Hudyma, 2015; Parpan V. et al., 2016).

Вивчення ценопопуляційної структури деревних видів у формації букових лісів проводилось на дослідних ділянках, які підбиралися в межах типів лісу в природних клімаксових деревостанах (у заповідниках, протиерозійних і водоохоронних лісах). Розмір пробних площ становив 1,0 га, а загальна кількість 53 шт. Закладка тривала майже 10 років (1987–1997 рр.). Проби закладалися під керівництвом проф. Парпана В. І. і таксатора канд. сільгосп. наук Г. М. Маковського. У різні періоди брали участь працівники лабораторії лісознавства і лісівництва (інж. М. Макогон, Т. Шпільчак, Т. Парпан, В. Дробко, В. Косолапов), допомогу надавали і працівники лісництва, за що виражаю вдячність. Пробні площі передано мені (Т. Парпану) у користування з метою проведення ценопопуляційного аналізу.

Вивчення основних дендрометричних параметрів структури проводилося на пробах за прийнятими в таксації методами (Anuchin, 1969; Tsurik, 1974) та за модельними деревами, які вибирали в межах дослідних ділянок і за їх межами при суцільному переліку з урахуванням ступінчатого представництва. У моделях (у кількості 640 шт.) визначали календарний і біологічний вік дерева, висоту, діаметр, санітарний стан. За календарним і біологічним віком охарактеризована вікова структура ценозів з використанням модельних дерев, розмірна структура за діаметром і вертикальна структура за даними переліку і модельних дерев.

Кореляційні зв'язки між віком, діаметром і висотою дерев бука вказують на рівень достовірності аналізованих дослідних даних і дозволяють їх генералізувати. Розмірну будову клімаксових за діаметром деревостанів розраховано апробованими методами (Tsurik, 1974). Для апроксимації кривих розподілів рангів діаметрів букових деревостанів використано функції експоненціального розподілу, три- та семипараметричної функції розподілу Вейбулла. Кореляційні зв'язки і кореляційне відношення між діаметром і віком бука тісні ($r = 0,77 \pm 0,02 - 0,87 \pm 0,02$ $h = 0,75 \pm 0,15 - 0,87 \pm 0,02$).

Вікова структура ценопопуляцій бука оцінювалась через стадії і етапи онтогенезу біологічного віку бука європейського та розподілом на 40-річні лісівничо-таксаційні класові інтервали (табл. 1).

Таблиця 1

Ступені діаметрів, вікових груп ценопопуляцій бука в клімаксових деревостанах (за модельними деревами)					
Вікова група, роки	Ступінь діаметрів, см	Кількість моделей	Статистичні показники		
			середній вік $M \pm m$	σ	$C, \%$
41–80	6–12	63	$76,1 \pm 3,0$	23,9	31,0
81–120	16–28	154	$106,7 \pm 2,8$	34,3	32,0
121–160	32–44	177	$144,1 \pm 2,7$	35,3	24,0
161–200	48–60	137	$180,9 \pm 3,1$	36,4	20,0
201–360	64–112	109	$214,9 \pm 6,3$	45,9	12,0

При виділенні вікових стадій і етапів в онтогенезі бука використана його періодизація, запропонована для деревних видів (Vostochnoevropskie lesa., 2004; Zaugolnova, 1968; Zaugolnova, 1998; Chistjakova, Parpan V., 1991; Korchagin, 1964; Parpan V., Chistjakova, 1990; Parpan V., 1994). Прийнято шість вікових груп, які за абсолютним віком більш-менш відповідають онтогенетичним віковим групам ценопопуляцій бука (табл. 2).

Таблиця 2

Онтогенетичні вікові групи, інтервали віку і діаметру ценопопуляцій бука в клімаксових деревостанах		
Вікова група	Інтервал віку, роки	Інтервал діаметра, см
1. Ювенільно-іматурно-віргінільна (jmv)	40	1–6
2. Віргінільно-генеративна (vg1)	41–80	6–12
3. Молода генеративна (g1)	81–120	12/16–24/28
4. Середньовікова генеративна (g2)	121–160	28/32–40/44
5. Середньовікова і стара генеративна (g2g3)	160–200	44/48–56/60
6. Стара генеративна (g3s)	201–360	60/64–96/112

У вертикальній стратифікації букових клімаксових ценозів виділено чотири яруси-горизонти, три в деревному ярусі, а четвертий відноситься до підросту. Їх виділення проводиться на основі дендрометричних показників та комплексу біометричних даних. Найменування «ярус-горизонт» прийнято тому, що в букових клімаксових ценозах виділити ярус в чистому виді, через поступовий перехід вростання одного ярусу в інший, складно (табл. 3).

Розподіл на яруси базується на закономірностях будови одновікових деревостанів та зв'язку діаметра дерев з їх висотою (Вісун, 1965). Статистично достовірний зв'язок діаметра і висоти дав можливість характеризувати яруси в межах груп ступеней діаметру та використати такий підхід при ценопопуляційному аналізі деревостанів. Хорологічна структура клімаксових деревостанів буде наведена в

спеціальній публікації. У даній роботі за викладеними методичними принципами проведено аналіз структури на всіх дослідних ділянках формації букових лісів.

Таблиця 3

**Модальні яруси і діапазони коливання висоти дерев бука в ярусах-горизонтах
букових клімаксових деревостанів**

Індекс типу лісу	Ярус-горизонт	Модальна висота ярусу, м	Діапазон коливання висоти, м	Коефіцієнт мінливості (C, %)
C ₃ -яляцБк	1	25–36	20,9–39,0	11,7
	2	17–24	13,0–31,0	16,2
	3	7–16	7,0–21,0	28,8
C ₃ -яцБк	1	23–34	19,0–37,0	14,6
	2	15–22	9,5–27,0	22,0
	3	8–16	8,2–20,5	22,3
D ₃ -Бк	1	26–37	16,5–42,0	18,2
	2	2517–25	9,0–34,3	24,9
	3	8–16	12,3–15,0	23,2

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Синтаксономічні одиниці лісівничо-екологічної класифікації включають два важливих таксони – лісову субформацію і формацію (Holubets, 2007). Лісова субформація об'єднує корінні типи лісу й типи лісорослинних умов, які характеризуються однаковим складом домінантів едифікаторної синузії. Наприклад, у поясі букових лісів Українських Карпат виділяється субформація чистих букових лісів, смереково-ялицево-букових, ялицево-букових лісів та ін. Лісова формація – це об'єднання монодомінантних та багатодомінантних кліматично, географічно чи історично (ареалогенно) зумовлених субформацій якогось одного домінанта деревного ярусу (едифікаторної синузії), наприклад формація бука європейського.

Таким чином, якщо на рівні типу лісорослинних умов провідна роль у формуванні корінних типів деревостану і типів лісу належить ґрунтово-гідрологічним чинникам в однакових кліматичних умовах, то на рівні формації кліматичний фактор набирає провідного значення.

Букові ліси (*Fageta sylvatica*) в Українських Карпатах формують окремий пояс рослинності, який на південно-західному мегасхилі (Закарпаття) поширений у межах 400–1280 (1340) м н. р. м., а на північно-західному макросхилі – 450–800 м н. р. м. Вегетаційний рослинний пояс букових лісів сформований в умовах помірної (сума активних температур 2200°–2400°) і прохолодної (сума активних температур 1800°–2200°) кліматичних зон. В оптимальних кліматичних умовах бук формує клімаксові угруповання. Із заходу на схід збільшується масивність і висота гірських хребтів і адекватно піднімається верхня межа букових клімаксових ценозів (Stojko, 1993).

Пробні площі охоплюють в основному дві висотні рослинні смуги – букових лісів (Угольсько-Широколужанського заповідного масиву), ялицево-букових (захисних лісів Манявського лісництва) і ялиново-ялицево-букових лісів (Колочавського лісництва ПНП «Синевір»).

Розмірна структура деревостанів бука і супутніх видів у букових клімаксових деревостанах свідчить, що діаметри дерев віргінільно-генеративного покоління бука коливаються в широкому діапазоні (8–144 см). Середньозважений коефіцієнт їх зміни у хвойно-букових клімаксових деревостанах становить $68,5 \pm 3,8$ – $78,4 \pm 2,51$, у монодомінантних бучинах – $76,1 \pm 3,7$ – $90,3 \pm 2,61$.

Взаємозв'язки коефіцієнта мінливості середнього діаметру з асиметрією розподілу дерев за діаметром мають високий рівень зв'язку ($0,72 \pm 0,05$). Особини віргінільно-генеративної частини популяції за діаметром формують три спектри розподілу – обернений s-подібний, обернений j-подібний і дзвоноподібний з

правобічною асиметрією з відповідними групами коефіцієнта мінливості. Із аналізованих деревостанів тільки 2 % мають обернений j-подібний розподіл, 21 % – дзвоноподібний з правобічною асиметрією і 77 % – обернений s-подібний розподіл, що свідчить про їх складну розмірну будову.

Вертикальна структура клімаксових деревостанів є різноманітною, що обумовлено особливостями режиму освітлення в наметі, розміщенням дерев, внутрішньовидовою і міжвидовою фітоценотичною взаємодією. Коефіцієнти варіювання висоти дерев коливаються в цілому для деревного намету в межах 12–29 % (див. табл. 3). Мінливість у межах ярусів згладжується. У першому ярусі вона близька до показника умовно одновікових дерев (12–18 %). У другому і третьому ярусах, внаслідок мозаїчної хорологічної структури основного намету світлової і кореневої конкуренції, варіабельність висот більш широка (16–28 %). Вважаємо, що в клімаксових деревостанах яруси можна розглядати як просторову висотну функціональну екологічну нішу. Зауважимо, що зміна складу та чисельності деревних видів у ярусах-горизонтах використовувалась для оцінки напрямку сукцесійних процесів у клімаксових ялинових (Markiv, Pitikin, 1986; Parpan V., Pitikin, 1982), ялицевих (Markiv, 1982; Parpan V., Markiv, 1982) і букових деревостанах Карпат (Parpan V., Chistjakova, 1990; Parpan V., 1994). В ярусах букових деревостанів, незалежно від типу лісу, домінує бук європейський (табл. 4). Чисельність його ценопопуляцій віргінільно-генеративної фракції у ялиново-ялицевих і ялицевих бучинах за запасом становить 6–9 одиниць. У четвертому ярусі відмічається деяка регресія бука за рахунок явора і ялиці. Незначна частка в складі ярусів ялиці (9–13 %) і ялини (3–11 %) свідчить про регресію ценопопуляцій хвойних дерев у цих типах субформацій букових лісів. У монодомінантних бучинах у ярусах завжди домінує бук, рідко зустрічаються асектаторні види – явір, ясен звичайний, в'яз. Можна передбачити, що в досліджуваних деревостанах у найближчій перспективі (при кліматичних умовах, близьких до сучасних) бук буде займати прогресивне положення. В ялицевих і ялиново-ялицевих бучинах можлива зміна складу, а саме ценопопуляція ялини європейської в ході сукцесій може призвести до випадання зі складу ялиново-ялицевих бучин. В ялицевих бучинах ценопопуляція ялиці більш стабільна.

Напрямки сукцесій у клімаксових деревостанах у межах пробних площ підтверджуються значними матеріалами повидільної бази даних. У типах лісу С₃-ял-яцБк (402 виділи площею 4506 га) і типі С₃-D₃-яцБк (114 виділи площею 1297 га) вони свідчать, що доля ялиці і ялини в складі деревостанів у 100–200-річному динамічному ряді не перевищує за запасом 20 %, а бук стало домінує за запасом. В обидвах типах лісу зі сторічного до 180–200-річного віку його частка за запасом у складі деревостанів сягає 92–96 %.

Функціональна роль кожного ярусу в біогеоценозах різна. Для відтворення популяції, збереження і підтримки стабільності екосистеми головне значення має перший ярус (табл.4). Підлеглі яруси слугують буферами лісової екосистеми, «страховим фондом» популяції, який лімітує відновлення. Кожен ярус має складну популяційно-біологічну структуру. У першому ярусі-горизонті зосереджена репродуктивна частина популяції (перестійне старе покоління, стигле і середньовікове репродуктивне покоління). У другому – зосереджена досягаюча група репродуктивних особин. Третій утворюють віргінільні дерева. Така насичена складна вертикальна структура букових клімаксових деревостанів створює особливо жорсткий екологічний режим під наметом лісу. Величина надходження ФАР до поверхні ґрунту становить тут лише 2–4 % від освітленості на відкритому місці (Parpan V. et al., 2009), а це відбивається на особливостях відновлення, формування вертикальної і горизонтальної хорологічної структури, визначає динаміку деревостану.

Таблиця 4

Вертикальна ярусна структура ценопопуляції у клімаксових ценозах формації букових лісів

Індекс типу лісу, клімаксовий стан	Ярус- гори- зонт	Видовий склад корінного деревостану	Кількість дерев		Середні		Сума площ перерізу стовбурів, м²/га	Запас деревини	
			екз./га	%	висота, м	діаметр, см		м³/га	%
С ₃ -ял-яцБк (старовікові клі- максові) 9 проб	1	7Бк2Яц1Ял+КлЯв	135	32	30,7	53,0	30,2	397	84
	2	6Бк2Яц2Ял+Яв	97	23	21,5	30,0	6,37	64	13
	3	6Бк2Яц2Ял+Яв	190	45	12,5	11,3	2,18	15	3
Деревостан у цілому			422	100	—	—	38,68	476	100
С ₃ -яцБк (старовікові клі- максові) 13 проб	1	9Бк1Яц	149	27	28,8	49,2	27,71	313	88
	2	6Бк4Яц+Ял	114	20	19,1	19,5	383	32	9
	3	6Бк3Яц1Ял	295	53	11,4	11,3	2,24	10	3
Деревостан у цілому			558	100	—	—	33,78	355	100
D ₃ -Бк (старовікові клі- максові) 12 проб	1	10Бу од.Яв	90	16	34,6	60,8	26,27	373	87
	2	10Бк	79	14	19,8	25,2	3,62	33	8
	3	10Бк	390	70	11,2	11,3	3,50	22	5
Деревостан у цілому			555	100	—	—	33,59	428	100
D _{2,3} -Бк (клімаксові пра- ліси) 16 проб	1	10Бу од.ЯвЯс	145	49	33,1	55,1	40,10	561	93
	2	10Бк од.Яв	45	15	24,4	30,2	2,90	29	5
	3	10Бк	106	36	12,6	12,2	1,20	11	2
Деревостан загалом			296	100	—	—	44,20	601	100

На частку першого ярусу припадає 84–93 % запасу деревини, другого – 8–13 і третього – 3–5 % (табл. 4). За сучасною лісовпорядкувальною інструкцією ярус виділяється, коли запас перевищує 30 м³ на 1 га. Тому в досліджених деревостанах за чисто ресурсним підходом характеризувати структуру через вікові покоління з позиції відтворення популяції є доцільно, враховуючи чисельність ценопопуляції. За таких умов у першому ярусі зосереджено 16–49 %, у другому – 14–23; третьому – 36–70 % особин.

Визначення вікової структури клімаксових хвойно-букових і букових деревостанів проведено в чотирьох типах лісу на 34 пробних площах, які відносять до клімаксових старовікових, а на 16 пробних площах – до клімаксових пралісових деревостанів.

У зв'язку зі значним обсягом дослідного матеріалу для його кращого сприймання наводяться усереднені дані чисельності і продуктивності ценопопуляцій за типами лісу та віковими групами поколінь (табл. 5, 6).

Таблиця 5

Чисельність ценопопуляцій (екз./га) деревних видів у вікових групах хвойно-букових і букових деревостанів (середні показники)

Шифр, кількість проб	Ценно- популяція*	Генеративний період					Передгенератив- ний період	
		Вікова група (покоління)*					2	1
		6	5	4	3	Σ		
С ₃ -СмЯц-Бк 9 проб (старовікові)	Fr.s	60	50	42	83	235	96	6377
	Ab.al	1	6	12	17	42	15	733
	P.ab	–	2	5	11	18	18	144
	A.ps	–	2	6	8	16	3	4557
С ₃ -См-Бк 13 проб (старовікові)	Fr.s	39	37	53	85	214	153	1090
	Ab.al	8	11	15	18	52	116	1992
	P.ab	–	–	1	4	5	7	185
D ₃ -Бк 12 проб (старовікові)	Fr.s	35	37	36	121	224	326	12206
	Ab.al	1	1	2	2	8	1	2467
	P.ab	–	1	1	1	6	1	2858
D ₂₋₃ -Бк 16 проб (праліси)	Fr.s	56	48	29	41	174	105	21240
	Ab.al	3	3	2	2	10	–	6458
	Fr.ex	4	1	–	–	5	–	3725

*1 – ювенільно-іматурна (підріст); 2 – віргінільно-генеративна; 3 – молода генеративна; 4 – середньовікова генеративна; 5 – стигла генеративна; 6 – стара генеративна; Fr.s – бук, Ab.al – ялиця, P.ab – смерека, A.ps – явір, Fr.ex – ясен.

В усіх типах лісу ценопопуляція бука є повночленною, ценопопуляція ялиці і особливо смереки у хвойно-букових типах є фрагментарною. У генеративному періоді чисельність репродуктивних особин бука коливається від 174 до 235 екз./га і є достатньою для відновлення ценопопуляції. Для кондомінантних видів (ялиці та смереки) таке представництво не є характерним.

Чисельність особин віргінільного вікового стану для всіх ценопопуляцій у хвойно-букових і букових деревостанах є обмеженою (друга вікова група), а ювенільно-іматурної групи ценопопуляції бука (перше вікове покоління) – достатньою. Для відтворення ялиці і смереки потрібно запропонувати спеціальні регулятивні заходи зі сприяння їх природному відновленню.

Продуктивність ценопопуляцій неоднакова і відзначається такою особливістю в хвойно-букових і букових клімаксових деревостанах. У хвойно-букових ценозах на популяцію бука в типі С₃-СмЯц-Бк припадає 71 % запасу; ялиці – 13,1; смереки – 11,5 %, а в типі С₃-См-Бк – відповідно 81, 18 і 1 %. У монодомінантних бучинах ценопопуляція бука є переважаючою і становить 96,4–98,5 % запасу. За віковими

групами розподіл запасу свідчить, що майже половина його зосереджена в перестійному (старому генеративному і субсенільному) поколінні: С₃-СмЯц-Бк – 47 %; С₃-См-Бк – 49; D₂₋₃-Бк – 56–61 %. У стиглому генеративному поколінні запас деревини становить 24–26 %; середньовіковому генеративному – 17–18; молодому генеративному – 4–7 і віргінільному – 1,5–3,0 %. При проведенні вибіркового регулювання, з позицій омолодження ценопопуляції, необхідно використовувати переважно перестійну і стиглу вікові групи бука, рідше ялиці і смереки.

Таблиця 6

Продуктивність ценопопуляцій (м³/га) деревних видів у вікових групах клімаксових хвойно-букових і букових деревостанів

Шифр кількість проб	Ценно- популяція*	Вікова група (покоління)*						
		6	5	4	3	2	Σ	%
<u>С₃-СмЯц-Бк</u> 9 шт.	Fr.s	218,6	78,4	24,4	10,4	3,1	335,0	71,0
	Ab.al	3,6	33,3	17,7	7,0	0,5	61,9	13,1
	P.ab	–	10,2	32,5	9,7	3,1	54,3	11,5
	A.ps	–	1,8	13,1	5,6	0,4	20,9	4,4
<u>С₃-См-Бк</u> 14 шт.	Fr.s	148,6	73,7	46,4	19,9	6,3	294,9	81,0
	Ab.al	29,9	15,8	11,2	4,5	4,0	65,4	18,0
	P.ab	–	0,6	1,0	1,5	0,4	3,5	1,0
<u>D₃-Бк</u> 12 шт.	Fr.s	253,2	106,0	33,1	28,0	12,9	433,3	96,4
	Ab.al	1,1	3,2	3,6	1,4	–	9,3	2,0
	P.ab	–	0,6	5,6	0,2	0,4	6,8	1,6
<u>D₂₋₃-Бк</u> 16 шт.	Fr.s	330,8	142,1	38,5	20,5	7,8	539,7	98,5
	Ab.al	1,2	3,9	0,7	0,2	–	6,0	1,1
	Fr.ex	2,0	0,2	–	–	–	2,2	0,5

* Див. позначення в табл. 5.

Таким чином, хвойно-букові та букові клімаксові деревостани Карпат включають всі вікові покоління при домінуванні за чисельністю догенеративного покоління, а за продуктивністю – генеративного. Їх необхідно ідентифікувати як різновікові деревостани (старовікові ліси і пралісові екосистеми) клімаксового стану. Тільки старовікові деревостани зазнали незначного антропогенного впливу, а праліси виникли і розвиваються природним шляхом під впливом лише природних стихій та явищ без істотного втручання людини (Cherniavskyi et al., 2011; Shparyk et al., 2010). Обидві природні групи деревостанів вимагають збереження і охорони.

ВИСНОВКИ

В Українських Карпатах клімаксові хвойно-букові і букові деревостани у формації букових лісів збереглися у природно-заповідних і захисних лісах. Їх ценопопуляційна структура, яка проведена на засадах онтогенетично-біологічної парадигми, указує, що розмірна за діаметром структура формує три типи. Домінуючою є обернена s-подібна структура. У вертикальній стратифікації в букових клімаксових ценозах виділено чотири функціональних яруси-горизонти, що є просторовими екологічними нішами, які характеризуються особливою структурою. За віковою структурою виділяються шість вікових груп, які мають використовуватись при ідентифікації та інвентаризації. Клімаксові букові деревостани є стабільними різновіковими ценозами. Господарювання в них в експлуатаційних цілях має бути вибіркоче. Ценопопуляція бука в аналізованих деревостанах є повночленною, а темнохвойних видів (ялини та ялиці) фрагментарною, що вказує на різну життєвість популяцій за сучасних змін клімату.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ / REFERENCES

- Anuchin, N. P., 1982. Lesnaya taksatsiya [Forest taxation]. Lesnaja promyshlennost, Moscow (in Russian).
- Belgard, A. L., 1971. Steпноe lesorazvedenie [Steppen afforestation]. Lesnaja promyshlennost, Moscow (in Russian).
- Bicy'n, L. V. 1965. Stroenie i produktivnost gorniyh lesov [The structure and productivity of mountain forests]. Lesnaya promyshlennost, Moscow (in Russian).
- Borman, F. H.; Likens, G. E., 1979. Pattern and Process in a Forested Ecosystem. New York, Springer-Verlag, pp. 253.
- Bugmann, H., 2006. Gebirgswaldökologie. Umweltwissenschaften Departament, ETH Zürich. Kurs Nr. 801-0908-00, 2G, pp.186.
- Chernevyi, Iu. I., 2016. Heterohennist i typolohichni zasady formuvannia lisiv Karpatskoi chastyny basseinu r. Dnister [Heterogeneity and typological bases of forest formation in the Carpathian part of the Dniester River basin]. Avtor. dys. dok. biol. Nauk. Lviv (in Ukrainian).
- Cherniavskiy, M. V., Krynytskyi, H. T., Parpan, V. I., 2011. Nablyzhene do pryrody vedennia lisovoho hospodarstva v Ukraini [Close to nature forestry in Ukraine. Scientific works of the Forest Academy of Sciences of Ukraine]. Naukovi pratsi lisivnychoi akademii nauk Ukrainy 9, 29–35 (in Ukrainian).
- Chistjakova, A. A., Parpan, V. I., 1991. Populyatsionnaya struktura bukovyih lesov i puti ih optimizatsii v Karpatah [Population structure of beech forest and prospects for its optimization in the Carpathians]. Ekologiya populyatsii, Moscow, 198–213 (in Russian).
- Cleason, H., 1927. Further views on the succession-concept. Ecology 8(3), 299–326.
- Clements, F. E., 1916. Plant succession: An analysis of the development of vegetation. Washington, DC: Carnegie Institute. Washington Publ. 242, 512 p.
- Clements, F. E., 1936. Nature and structure of the climax. J. Ecol. 24, 252–284.
- Herushynskiy, Z. Iu., 1996. Typolohiia lisiv Ukrainskykh Karpat [Typology of forests of the Ukrainian Carpathians]. Piramida, Lviv (in Ukrainian).
- Holubets, M. A., 2007. Retrospektyva i perspektyva lisovoi typolohii [Retrospective and perspective of forest typology]. Lviv, Polli (in Ukrainian).
- Holubets, M. A., 2016. Osnovy vidnovlennya funktsional'noyi suti karpats'kykh lisiv [Fundamentals of the restoration of the functional essence of the Carpathian forests]. Kompaniya «Manuskrypt», L'viv (in Ukrainian).
- Korchagin, A. A., 1964. Vidovoy (floresticheskiy) sostav rastitelnyih soobshchestv i metody ego izucheniya [Species (floristic) composition of plant communities and methods of its study. Field geobotany]. Polevaya geobotanika. 3. Moskow, Leningrad., 39–131 (in Russian).
- Korpel, S., 1989. Pralesy Slovenska. Veda, Bratislava, 238 p.
- Korpel, S., 1993. Die Urwälder der Westkarpaten. Stuttgart: Fischer Verl., P. Haupt., 310 s.
- Krinit'skiy, G. T., 1993. Morfofiziologicheskie osnovy selektsii drevesnyih rasteniy [Morphophysiological foundations of selection of woody plants]. Avtoref. diss. dokt. biol. nauk. Kyiv (in Russian).
- Krynytskyi, H. T., 2012. Pro perspektyvu lisivnycho-ekolohichnoi typolohii: dyskusiini aspekty [The prospects of silvicultural and ecological typology: discussion aspects]. Materialy pershoi vseuk. lisotyp. konf. «KhII Pohrebniakivski chytannia» Lviv: RVV NLTU Ukrainy, 26–30 (in Ukrainian).
- Malynovskiy, K. A., 1986. Populiatsiina biolohiia roslyn: yii tsili, zavdannia i metody [Population biology of plants: its goals, tasks and methods]. Ukrainskyi botanichnyi zhurnal 43(4), 5–12 (in Ukrainian).
- Markiv, P. D., 1982. Osobennosti formirovaniya i produktivnost elovo-bukovyih i pihtovyih lesov Ukrainskikh Karpat [Features of formation and productivity of spruce-beech and fir forests of the Ukrainian Carpathians]. Avtoref. dis.kand. s.-h. nauk. Harkov (in Russian).
- Markiv, P. D., Pitikin, A. I., 1986. Vozrastnaya struktura drevostoev elovo-bukovo-pihtovyih lesov Ukrainskikh Karpat [Age structure of the stands of spruce/beech/fir forests of the Ukrainian Carpathians]. Lesovedenie 6, 39–45 (in Russian).
- Molotkova, I. I., 1968. Produktivnist yalytsevykh derevostaniv w knuzi «Pidvyshchennia produktivnosti hirs'kykh lisiv» [Fir stands productivity in the book «Raising the productivity of mountain forests»]. Uzhhorod, 35–38 (in Russian).
- Parpan, T. V., 2004. Bioekolohichni osoblyvosti yalytsi biloi (Abies alba Mill.) v lisovykh bioheotsenozakh Peredkarpattia (heneza, vidnovlennia, prohoz) [Bioecological features of silver fir (Abies alba Mill.) in forest biocenoses of the Carpathian region (genesis, restoration, forecast)]. Avtoref. dys. na zdobuttia nauk. stupenia kand. biol. nauk, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Parpan, T. V., 2006. Ekolohichne modeliuвання dynamiky u riznovikovykh yalytsevo-

- bukovykh derevostanakh Ukrainy Karpats [Ecological modeling of dynamics in uneven-aged spruce-beech stands of the Ukrainian Carpathians]. *Ekology and Noospherology* 17(3-4), 47–52 (in Ukrainian).
- Parpan, V. I., Chistyakova, A. A., 1990. Vozrastnyye sostoyaniya v ontogeneze buka evropeyskogo [Age states in the ontogenesis of European beech]. *Lesovodstvo i agrolesomeliatsiya* 80. Kyiv: Urozhay, 23–24.
- Parpan, V. I., 1996. Suchasni zasady hirs'koho lisivnytstva [Modern foundations of mountain forestry]. *Naukovyi visnyk: lisivnytski doslidzhennia v Ukraini. Zbir. naukovo-tekhnychnykh prats* 5.3, 158–162 (in Ukrainian).
- Parpan, V. I., Cherniavskiy, M. V., Ilchuk, V. M., 1997. Ekologichni zasady klasyfikatsii lisiv Ukrainy z vrakhuvanniam yikh tsilovoho pryznachennia [Ecological bases of forest classification of Ukraine taking into account their special purpose]. *Ekology and Noospherology* 3(1-2), 16–24 (in Ukrainian).
- Parpan, V. I., Markiv, P. D., 1982. Harakter smen v formatsii pihtovykh lesiv Ukrainy Karpats [Character of changes in the formation of fir forests of the Ukrainian Carpathians]. *Tezisy VII sezda UBO*. Kyiv, Naukova dumka, 222–223 (in Russian).
- Parpan, V. I., Parpan, T. V., 2008. Osnovni pryntsypy suchasnoyi paradyhmy hirs'koho lisoznavstva ta lisivnytstva Ukrainy Karpats [The main principles of modern paradigm of mountain forest science and forest management in the Ukrainian Carpathians]. *Lisivnytstvo i ahrolisomeliatsiya* 114, 7–12 (in Ukrainian).
- Parpan, V. I., Parpan, T. V., Mylen'ka, M. M., 2012. Populyatsiyna biolohiya derevnykh roslyn: naukova osnova lisoznavstva y lisivnytstva [Population biology of woody plants: scientific basis of forestry and silviculture]. *Visnyk Prykarpats'koho Natsional'noho Universytetu im. Vasylya Stefanyka. Seriya «Biolohiya»* XVI, 3–7 (in Ukrainian).
- Parpan, V. I., Parpan, T. V., Hudyma, V. D., 2016. Syntaksony lisivnycho-ekologichnoi typolohii ta yikh vykorystannia [Syntaxons of forestry-ecological typology and their use]. *XIV Pohrebniakivski chytannia*, Ivano-Frankivsk: NAIR, 18–23 (in Ukrainian).
- Parpan, V. I., Pitikin, A. N., 1982. Obschaya dinamika osnovnykh rastitelnykh gruppirovok Karpats [The general dynamics of the main plant groupings of the Carpathians]. *Tezisy VII sezda UBO*. Kyiv, Naukova dumka, 237–238 (in Russian).
- Parpan, V. I., Sannikov, S. N., Parpan, T. V., 2009. Gipoteza impulsnoy dinamiki devstvennykh bukovykh lesiv Ukrainy Karpats [Hypothesis of impulse dynamics of virgin beech forests of the Ukrainian Carpathians]. *Materialy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii*. Ekaterinburg: UrO RAN, 120–125 (in Russian).
- Parpan, V. I., Stoiko, S. M., 1999. Bukovi pralisy Ukrainy Karpats: yikh okhorona i tsenotychna struktura [Beech virgin forests of the Ukrainian Carpathians: their protection and cenotic structure]. *Naukovi zapysky* 4. Ivano-Frankivsk, 81–86 (in Ukrainian).
- Parpan, T. V., Hudyma, V. D., 2015. Pryrodno-antropohenni zminy w hirs'kykh lisovykh ekosystemakh Ukrainy Karpats [Natural and anthropogenic changes in forest ecosystems of Ukrainian Carpathian and the way to support their stability and sustainability]. *Lisivnytstvo i ahrolisomeliatsiya*, Kharkiv 126, 212–217 (in Ukrainian).
- Parpan, V. I., 1994. Struktura, dinamika, ekologichni osnovy ratsional'noho vykorystannia bukovykh lisiv Karpats'koho rehionu Ukrainy [Structure, dynamics and ecological basis for the rational use of beech forests in the Carpathian region of Ukraine]. *Avtoreferat dysertatsiyi na zdobuttya nauk. stupenya doktora biolohichnykh nauk*, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Parpan, V. I., Sannikov, S. N., Parpan, T. V., 2009. The Hypothesis of the Pulsed Dynamics of Virgin Beech Forests. *Russian Journal of Ecology* 40(7), 1–14.
- Pogrebnyak, P. S., 1968. Obschee lesovodstvo [General forestry]. Moscow (in Russian).
- Rabotnov, T. A., 1964. Opredelenie vozrastnogo sostava populyatsii vidov v osobschestve [Determining the age composition of the species population in the community]. *Polevaya geobotanika*. Moscow, AN SSSR. 3, 132–145 (in Russian).
- Sannikov, S. N., Parpan, V. I., 1990. Populyatsionno-ekologicheskyy podhod k izucheniyu estestvennogo lesovosstanovleniya [Population-ecological approach to the study of natural regeneration]. *Problemy lesovedeniya i lesnoy ekologii: tez. dokl.* Moscow, 57–59 (in Russian).
- Sannikov, S. N., Petrova, I. V., Filippova, T. V., Sannikova, N. S., Parpan, T. V., 2011. Polimorfizm i differentsiatsiya populyatsiy Pinus sylvestris v Ukrainy Karpatah [Polymorphism and differentiation of Pinus sylvestris populations in the Ukrainian Carpathians]. *Visnik Dnipropetrovskogo universitetu. Biologiya. Ekologiya* 19(1), 101–112 (in Ukrainian).
- Sannikov, S. N., Sannikova, N. S., Petrova, I. V., 2012. Ocherki po teorii lesnoy populyatsionnoy biologii [Essays on the

- theory of forest population biology]. Ekaterinburg, UrO RAN (in Russian).
- Sannikov, S. N., Petrova, I. V., Shvayngruber, F., Egorov, E. V., Parpan, T. V., 2011. Geneticheskaya differentsiatsiya populatsiy *Pinus mugo* Turra i *P. sylvestris* L. v ukrainskikh Karpatah i shveytsarskikh Alpah [Genetic differentiation of populations of *Pinus mugo* Turra and *Pinus sylvestris* L. in the Ukrainian Carpathians and Swiss Alpen]. Russkiy zhurnal «Ekologiya» 4, 1–8 (in Russian).
- Shparyk, Iu. S., Kommarmott, B., Berkela, Iu. Iu., 2010. Struktura bukovo-haynogo pralisku ukrainskykh Karpat [Structure of beech virgin forest of Ukrainian Carpathians]. Sniatyn, Prut prynt (in Ukrainian).
- Smirnova, O. V., 1998. Tsenopopulyatsionnaya organizatsiya biotsenoticheskogo pokrova lesnykh landshaftov [Cenopopulation organization of the biocenotic cover of forest landscapes]. Uspehi sovremennoy biologii 2, 25–39 (in Russian).
- Smirnova, O. V., 2004. Metodologicheskie podhody i metody otsenki klimaksovogo i suksessiionnogo sostoyaniya lesnykh ekosistem (na primere vostochnoevropeyskikh lesov) [Methodological approaches and methods for assessing the climax and succession state of forest ecosystems (by the example of Eastern European forests)]. Lesovedenie 3, 15–26 (in Russian).
- Smirnova, O. V., Chistyakova, A. A., Drobyshcheva, T. I., 1987. Tsenopopulyatsionnyy analiz i prognozy razvitiya dubovo-grabovykh lesov Ukrainy [Cenopopulation analysis and forecasts of oak and hornbeam forests development in Ukraine]. Zhurn. obsch. biol. 48(2), 200–212 (in Russian).
- Smirnova, O. V., Popadyuk, R. V., 1989. Metodicheskie rekomendatsii po vosproizvodstvu raznovozrastnykh shirokolistvennykh lesov evropeyskoy chasti SSSR (na osnove populyatsionnogo analiza) [Methodological recommendations for the reproduction of different-aged broad-leaved forests of the European part of the USSR (based on population analysis)]. Moscow, VASHNIL (in Russian).
- Stojko, S. M., 1993. Vysotna dyferenciatsiya roslynnoho pokryvu [Altitude differentiation of vegetation]. U knyzi «Pryroda Karpat's'kogo nacional'nogo parku». Kyiv, Naukova dumka, 63–66 (in Ukrainian).
- Svarnik, N. I., 1988. Struktura populyatsii rasteniy v soobshchestvakh sosny gornoy v Chernogori (Karpaty) [The structure of the plant population in the mountain pine communities in Chernogora (Carpathians)]. Avtoref. diss. kand. biol. nauk. Dnepropetrovsk (in Russian).
- Tansley, A., 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology 16, 284–307.
- Tretiak, P. R., Chernevyi, Iu. I., 2015. Osoblyvosti lisovoi typolohii v krainakh Alpiisko-Karpat's'koho makrorehionu [Features of forest typology in the countries of the Alpine-Carpathian macroregion]. Zbirn. nauk. prats Lisivnychoi akademii nauk Ukrainy 13. Lviv, RVV NLTU Ukrainy, 237–243 (in Ukrainian).
- Tsarik, Y. V., 1991. Tsenopopulyatsionnaya struktura vysokogornyykh soobshchestv Karpat [Cenopopulation structure of highland communities of the Carpathians]. Avtoref. diss. na soiskanie nauch. stepeni d-ra. biol. nauk. Dnepropetrovsk (in Russian).
- Tsurik, E. I., 1974. Vozrastnaya struktura elovykh drevostoev Ukrainskikh Karpat [Age structure of spruce stands of the Ukrainian Carpathians]. Lesovedenie 6, 19–23 (in Russian).
- Uranov, A. A., 1975. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsiy kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocenopopulation as a function of time and energy wave processes]. Nauchnyi doklad vysshey shkoly, Biol. nauki 2, 34–40 (in Russian).
- Vorobev, D. V., 1953. Tipy lesov Evropeyskoy chasti SSSR [Types of forests in the European part of the USSR]. Kyiv, AN USSR (in Russian).
- Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost, 2004. [Eastern European forests: history in the Holocene and modernity]. Pod red. O. V. Smimovoy. Moscow (in Russian).
- Zaugolnova, L. B., 1968. Ontogenez i vozrastnyie spektry populyatsii yasenya obyknovennogo v fitotsenozakh lesostepnoy zony [Ontogeny and age spectra of the Ash common population in the phytocenoses of the forest-steppe zone]. Avtoref. dis. kand. biol. nauk. Moscow (in Russian).
- Zaugolnova, L. B., 1988. Dinamika tsenopopulyatsiy [Dynamics of coenopopulation]. Moscow, Nauka, 102–130 (in Russian).
- Zlobin, Yu. A., 1989. Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskikh populyatsiy rasteniy [Principles and methods of studying cenotic plant populations]. Izd-vo Kazan. un-ta (in Russian).

Стаття надійшла в редакцію: 30.04.2017

BIOGEOCENOLOGY, GEOBOTANY AND PHYTOCENOLOGY



H. M. Holyk 

I. V. Goncharenko

Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof.

UDK 581.9

*Institute for Evolutionary Ecology of the National academy
of sciences of Ukraine, Lebedeva, 37, Kyiv, Ukraine, 03143*

SYNTAXONOMY, SYNPHYTOINDICATION ANALYSIS AND ANTHROPOGENIC TRANSFORMATION OF FOREST VEGETATION IN KYIV CITY

Abstract. The aim of this work was to determine the floristic composition, phytocoenotic diversity of woody vegetation, degree of anthropogenic transformation and ecological analysis using the synphytoindication method. The objects of our study were forest communities, forest-parks and green area of Kyiv.

In 2015–2015, we fulfilled 323 relevés that were made by the standard procedure. All plant species were recorded. For each relevés geographic coordinates are indicated. The floristic analysis of the woody vegetation of Kyiv was conducted using the Braun-Blanquet approach and the phytosociological table was constructed with non-hierarchical clustering algorithm for vegetation classification so called DRSA («distance-ranked sorting assembling»).

Phytoindication method was used for environmental analysis. We assessed amplitudes of syntaxa by phytoindication method for moisture (Hd), acidity (Rc), soil nitrogen content (Nt), total salt regime (Tr), light in community (Lc) and we calculated hemeroby index. Synecological amplitudes are characterized by the values of the minimum, maximum and average values ecofactors of the aggregate description of each community. Systematic, biomorphological, geographical structures were analyzed as well.

We used hierarchical agglomeration cluster analysis of syntaxons to estimate the similarity of the species composition of the cenoflor. We identified that woody vegetation is divided into two classes *Quercio-Fagetea* and *Robinietaea* which include 11 communities types of rank association-variant. A total number consist of 169 species 133 genera 59 families. Species of alien origin constituted 20-40% of the cenofloras, which indicate increasing anthropogenic impact. Recreational load is a leading factor in anthropogenic impact. Biomorphological analysis indicates the predominance of herbal perennial plants – hemicryptophytes in the species composition of plants. And we determined that the nitrogen content in soil, acidity and moisture are the environmental factors leading to differentiation of vegetation.

For assessment of anthropogenic transformation we used hemeroby index. Main purpose of the hemeroby index is to determine the degree and dynamics of human impact on plant communities. Hemeroby index is ecologically well founded, plausible and easy to interpret. The lowest level is represented in phytocoenoses order *Fagetalia*, followed by the communities of order *Quercetalia* and

 Tel.: +38044-526-20-51. E-mail: kaloplaka@gmail.com

DOI: 10.15421/031705

ISSN 1726-1112. Ecology and noospherology. 2017. Vol. 28, no. 1–2

49

Chelidonio-Robinietalia from class *Robinietaea*. *Robinia pseudoacacia* + *Chaerophyllum temulum* communities were most disordered.

To determine the degree of anthropogenic transformation of vegetation under the influence of recreational activity we used eco-cenological spectrum changing analysis. It was found that increasing homogenization of the vegetation and the occurrence of ruderal communities dominated by alien invasive species are symptomatic of the synanthropization process. The proportion of terophytes, the ratio of the proportion of adventitious species to aboriginal, and apophytes to the natural species in disturbed and homogenized forests are increasing.

Keywords: forest vegetation, phytoindication, ecologic factors, recreational digression.

УДК 581.9

Г. Н. Голик

И. В. Гончаренко

канд. биол. наук, доц.

*Институт эволюционной экологии НАН Украины,
ул. акад. Лебедева, 37, г. Киев, Украина, 03143,
тел.: +38044-526-20-51, e-mail: kaloplaka@gmail.com*

СИНТАКСОНОМИЯ ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ г. КИЕВА, ЕЕ СИНФИТОИНДИКАЦИОННЫЙ АНАЛИЗ И АНТРОПОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ

Аннотация. В статье представлена классификация древесной растительности на основе эколого-флористического подхода Браун-Бланке. Методом синфитоиндикации исследованы ведущие экологические факторы синтаксономической дифференциации ценоотического разнообразия. Проведена оценка степени антропогенной трансформации древесной растительности г. Киева с использованием шкалы гемеробности видов и по количеству синантропных видов в составе ценофлор синтаксонов.

Ключевые слова: древесная растительность, фитоиндикация, экологические факторы, рекреационная депрессия.

УДК 581.9

Г. М. Голик

И. В. Гончаренко

канд. біол. наук, доц.

*Інститут еволюційної екології НАН України,
вул. акад. Лебедєва, 37, м. Київ, Україна, 03143,
тел.: +38044-526-20-51, e-mail: kaloplaka@gmail.com*

СИНТАКСОНОМІЯ ДЕРЕВНОЇ РОСЛИННОСТІ м. КИЄВА, ЇЇ СИНФІТОІНДИКАЦІЙНИЙ АНАЛІЗ ТА АНТРОПОГЕННА ТРАНСФОРМАЦІЯ

Анотація. У статті подано класифікацію деревної рослинності м. Києва згідно з еколого-флористичним підходом Браун-Бланке. Досліджено методом синфітоіндикації провідні екологічні фактори синтаксономічної диференціації ценоотичного різноманіття. Проведено оцінку ступеня антропогенної трансформації деревної рослинності м. Києва з використанням шкали гемеробності видів та за кількістю синантропних видів у складі ценофлор синтаксонів.

Ключові слова: деревна рослинність, фитоіндикація, екологічні фактори, рекреаційна депресія.

ВСТУП

Рослинний покрив є невід'ємною частиною урбоєкосистеми міста і виконує важливу роль у підтриманні балансу навколишнього середовища. Зелена зона Києва включає в себе фрагменти лісу, заплавні комплекси, лісопарки, сквери та ін. Ці території перебувають під постійним антропогенним тиском, що поступово призводить до порушення стійкості, цілісності та функціонування цих систем з подальшою їх необоротною деградацією. Ступінь антропогенної трансформації рослинного покриву можна оцінити, досліджуючи зміни його видового складу та ценотичної структури.

Метою наших досліджень є встановлення флористичного складу, фітоценотичного різноманіття лісопаркової рослинності, ступеня її антропогенної трансформації та проведення екологічного аналізу з використанням методики синфітоіндикації (Didukh, Plyuta, 1994). Модельними об'єктами для дослідження були обрані лісові угруповання, лісопарки та парки м. Києва. Частина з них – об'єкти природно-заповідного фонду України (РЛП «Голосіївський» і т.п.).

Літературні дані по лісовій рослинності м. Києва та околиць (Shelyag-Sosonko et al., 1984; Parnikoza, Inozemtseva 2005; Lubchenko, 1983) потребують перевірки та сучасних досліджень. Значна частина робіт, де розглядаються питання класифікації рослинності, виконана на основі домінантного (фізіономічного) підходу, популярного в колишньому СРСР, і не може бути порівняна з результатами, одержаними з використанням еколого-флористичного підходу.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Протягом польових сезонів 2014–2015 рр. було виконано 323 геоботанічних описи на території парків та лісопарків м. Києва. Описи виконувались у природних межах фітоценозів, використовувалась шкала рясності Б. М. Міркіна. Латинські назви видів подано за чеклистом флори України (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

Територія досліджень охоплює такі об'єкти м. Києва: урочище Лиса гора (137,1 га), парк Партизанської слави (115,0 га); парк «Нивки» (46,1 + 16,5 га), парк «Бабин яр» (58,6 га), Кирилівський гай (51,8 га), Сирецький гай (186,9 га); Сирецький парк (30,0 га) та урочище Теремки (93,28 га) (Pro zatverdzhennia ..., 2005).

Для еколого-флористичної класифікації фітоценотичних даних відповідно до методики Браун-Бланке нами використано оригінальний алгоритм сортуючої кластеризації DRSA, що є різновидом непараметричного кластерного аналізу (Goncharenko, 2015a, 2015b). Синоптичні та характеризуючі таблиці проаналізованих у статті синтаксонів наведені в раніше опублікованих роботах (Goncharenko, Hulyk, 2014, 2015). У цій статті ми зосередимося на екологічному аналізі ценофлор синтаксонів міських лісів та аналізі процесів їх антропогенної трансформації.

Для екологічного аналізу виділених синтаксонів використовували метод синфітоіндикації (Didukh, Plyuta, 1994). Оцінку місцезростань проводили за едафічними (Hd – вологість, Rc – кислотність, Tg – сольовий режим, Nt – вміст мінерального азоту в ґрунті,) факторами та світловим режимом (Lc), використовуючи фітоіндикаційні шкали Я. П. Дідуха (Didukh, 2011), адаптовані для української флори. Для оцінки антропогенної трансформації використали шкалу гемеробності видів (Hm) (Frank, Klotz, 1990). Синекологічні амплітуди охарактеризовано значеннями мінімального, максимального та середнього екофакторів сукупності описів кожного синтаксону.

Аналіз систематичної структури здійснювали з використанням традиційних для флористики підходів (Tolmachev, 1986). Спектри біоморфологічної структури ценофлор визначали згідно з класифікаціями життєвих форм за К. Раункієром (Raunkiaer, 1934) та І. Г. Серебряковим (Serebrjakov, 1962). Структуру синантропної фракції ценофлор досліджували, ґрунтуючись на класифікації синантропних видів (Protoporova, 1991). При виділенні географічних елементів за основу взято систему А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1978). Дані про поширення окремих видів одержано з різних Флор (Flora ...), електронних ресурсів (Global...; Ahroekolohycheskyi...; Baza...).

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Деревна рослинність досліджених об'єктів та урочищ м. Києва належить до 2 класів, 3 порядків, 3 союзів. Через брак порівняльного фактичного матеріалу частині синтаксонів ми не надали рангу асоціації та використовуємо термін угруповання «community». При класифікації синантропної рослинності базальні та дериватні угруповання виділяли К. Копечки та С. Гейни (Корецкы, Нејну, 1974). Це

пов'язано з тим, що через континуальність та динамічність класифікація синантропної рослинності має свої особливості. Зокрема, не завжди можна виділити синтаксони всіх 4 рангів ієрархії (клас, порядок, союз, асоціація), як у традиційній системі Браун-Бланке та рекомендовано Кодексом фітосоціологічної номенклатури (Weber et al., 2000).

Класифікаційна схема деревної рослинності лісопарків м. Києва

Cl. *Quercus-Fagetia* Br.-Bl. et Vlieger 1937

Ord. *Quercetalia roboris* Tx. 1931

All. *Convallaria majalis-Quercion roboris* Shevchyk et al. 1996

com. 1. *Pinus sylvestris* + *Festuca ovina*

com. 2. *Quercus robur* + *Melica nutans*

Ord. *Fagetalia sylvaticae* Pawl. 1928

All. *Carpinion betuli* Issler 1931

com. 3. *Fraxinus excelsior* + *Crataegus monogyna*

com. 4. *Tilia cordata* + *Carex pilosa*

com. 5. *Ulmus glabra* + *Galium odoratum*

com. 6. *Quercus robur* + *Impatiens parviflora*

ass. *Galeobdolon lutei-Carpinetum* Shevchyk et al. 1996

subass. *Impatiens parviflorae* Goncharenko et al. 2013

var. 7. *Galeobdolon luteum*

var. 8. *Rubus caesius*

var. 9. *Paris quadrifolia*

Cl. *Robinieta* Jurko ex Hadač & Sofron 1980

Ord. *Chelidonio-Robinieta* Jurko ex. Hadač & Sofron 1980

All. *Balloto nigrae-Robinion pseudoacaciae* Hadač et Sofron 1980

com. 10. *Robinia pseudoacacia* + *Chaerophyllum temulum*

com. 11. *Acer negundo* + *Festuca gigantea*

Фітоценотична характеристика синтаксонів

1. com. *Pinus sylvestris* + *Festuca ovina* – угруповання на піщаних та супіщаних дерново-підзолистих ґрунтах, поширені спорадично, переважно в лісопарках лівобережної частини м. Києва, приурочені в основному до найбільш освітлених і сухих місцезростань. Діагностичні види: *Pinus sylvestris* L., *Poa angustifolia* L., *Festuca ovina* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Veronica officinalis* L.

2. com. *Quercus robur* + *Melica nutans* – угруповання на легких супіщаних чи суглинистих дернових та сірих лісових ґрунтах, приурочені до свіжих місцезростань на вирівняних ділянках або у верхній частині схилів. Діагностичні види: *Quercus robur* L., *Melica nutans* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Fragaria vesca* L., *Poa nemoralis* L., *Convallaria majalis* L.

3. com. *Fraxinus excelsior* + *Crataegus monogyna* – лісові угруповання на сірих лісових ґрунтах, приурочені до верхньої частини схилів та міжбалкових вододілів, трапляються переважно в лісопарках правобережної частини м. Києва, зокрема в урочищі Лиса гора. Діагностичні види: *Quercus robur*, *Carpinus betulus* L., *Polygonum multiflorum* Thunb., *Stellaria holostea* L., *Fraxinus excelsior* L.

4. com. *Tilia cordata* + *Carex pilosa* – широко поширені угруповання на сірих лісових добреаерованих ґрунтах, переважно на стрімких та середньої крутості схилах, які фізіономічно, флористично та екологічно відповідають діброві волосистоосоковій домінантної класифікації. Діагностичні види: *Quercus robur*, *Tilia cordata* Mill., *Lamium galeobdolon* (L.) L., *Asarum europaeum* L., *Carex pilosa* Scop., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Viola odorata* L.

5. com. *Ulmus glabra* + *Galium odoratum* – як і попередні, приурочені до сірих лісових суглинистих ґрунтів, переважно в нижній та середній частині схилів тінистих

лісових балок лісопарків здебільшого правобережної частини м. Києва, трапляються нечасто, невеликими площами, переважно в місцевостях з почленованим рельєфом. Діагностичні види: *Quercus robur*, *Carpinus betulus*, *Acer platanoides* L., *Galium odoratum* L., *Ulmus glabra* Huds., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott.

6. com. *Quercus robur* + *Impatiens parviflora* – більша частина лісових угруповань на вирівняному рельєфі і сірих лісових ґрунтах належить саме до цього синтаксону. Зазнають значного антропогенного навантаження, переважно за рахунок рекреації, мають значно синантропізовану ценофлору з численними лісовими бур'янами та однорічниками. Діагностичні види: *Sambucus nigra* L., *Geum urbanum* L., *Urtica dioica* L., *Impatiens parviflora* DC.

7–9. ass. *Galeobdolon lutei-Carpinetum* – приурочені до сірих лісових ґрунтів на вирівняному або слабкохвилястому рельєфі, на схилах різноманітної, але частіше північної експозиції та незначної (5–15 град.) крутості, за видовим складом і значним ступенем синантропізації дуже подібна до попередньої, угруповання поширені в ліво- та правобережній частині м. Києва. Діагностичні види: *Lamium galeobdolon*, *Tilia cordata*, *Euonymus verrucosa* Scop., *Actaea spicata* L., *Paris quadrifolia* L., *Aegopodium podagraria* L.

10. com. *Robinia pseudoacacia* + *Chaerophyllum temulum* – угруповання переважно лісопарків і штучних насаджень, мають високий рівень синантропізації, на вирівняних ділянках рельєфу, рідше на схилах незначної (5 град.) крутості. Діагностичні види: *Robinia pseudoacacia* L., *Acer negundo* L., *Chelidonium majus* L., *Alliaria petiolata* (M.Bieb.) Cavara & Grande, *Humulus lupulus* L., *Chaerophyllum temulum* L., *Acer saccharinum* L.

11. com. *Acer negundo* + *Festuca gigantea* – як і попередні, у всіх лісопарках м. Києва, основні негативні фактори – рекреаційне навантаження, побутове засмічення, рубки. Діагностичні види: *Populus alba* L., *Acer negundo*, *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Robinia pseudoacacia*, *Geum urbanum*.

Для оцінки подібності видового складу ценофлор, дослідження синтаксономічної диференціації та з метою верифікації наведеної вище класифікаційної схеми рослинності ми здійснили ієрархічний агломеративний кластерний аналіз синтаксонів.

На рис. 1 наведено дендрограму об'єднання ценофлор 11 синтаксонів за ступенем подібності їх видового складу з використанням методу групування Варда (Ward's method). Відстань розраховувалась як $D = 1 - k_s$, де k_s – коефіцієнт флористичної подібності Соренсена, розрахований для об'єднаних списків видів синтаксонів.

Як бачимо з рис. 1, хід об'єднання синтаксонів на дендрограмі узгоджується з синтаксономічною схемою класифікації рослинності, що наведена вище. Наприклад, синтаксони 1–2 формують на дендрограмі окремий чіткий кластер (і їх було віднесено до окремого порядку *Quercetalia roboris*). Синтаксони, позначені на дендрограмі і в синтаксономічній схемі номерами 3–9, теж утворюють окремий кластер і належать до окремого порядку *Fagetalia sylvaticae* і союзу *Carpinion betuli* (мезофільні широколистяні ліси). Синтаксони 10–11, що сильно відрізняються фізіономічно, флористично, за походженням і структурою, формують окремий кластер і належать до іншого класу – *Robinietaea*.

Аналіз структури ценофлор. Об'єднаний флористичний список видового складу виділених нами синтаксонів нараховує загалом 169 видів вищих судинних рослин, що належать до 133 родів, 59 родин. У табл. 1 наведено спектр провідних родин видового складу дослідженої деревної рослинності.

Перші десять родин налічують 85 видів, що складає 50,3 % від загальної кількості видів. На перші три родини припадає 25,4 % (43 види) від загальної кількості. У порівнянні з флорою України в цілому (Zaverukha, 1985) до п'яти провідних родин не увійшли та відсутні такі родини, як *Fabaceae* та *Brassicaceae*. Родина *Rosaceae* представлена найбільшою кількістю видів і посідає перше місце у

спектрі систематичної структури. Такий факт для неморальних ценофлор уже був відмічений раніше (Didukh, Plyuta, 1994; Goncharenko, 2001).

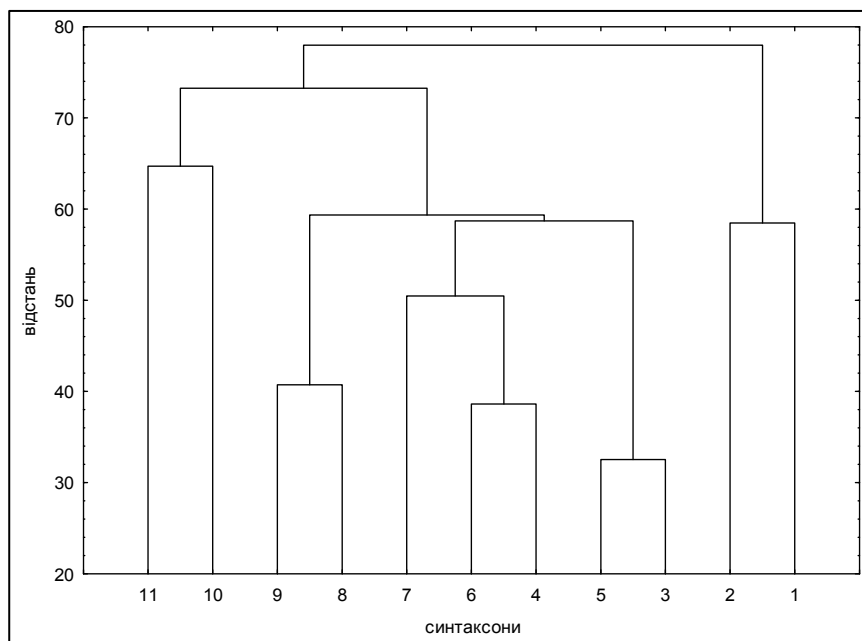


Рис. 1. Хід об'єднання синтаксонів деревної рослинності за ступенем подібності видового складу

Таблиця 1

Спектр провідних родин ценофлор деревної рослинності м. Києва

Місце (ранг)	Родини	Частка (%) у спектрі
1	<i>Rosaceae</i>	9,5
2–3	<i>Asteraceae, Poaceae</i>	7,7
4	<i>Lamiaceae</i>	6,5
5–6	<i>Aceraceae, Apiaceae</i>	3,6
7–10	<i>Caryophyllaceae, Cyperaceae, Fabaceae, Rubiaceae</i>	3,0

Флористичні пропорції, наведені в табл. 2, характеризують розподіл між відділами судинних рослин.

Таблиця 2

Основні пропорції флори

Відділ/клас	Кількість родин	Кількість родів	Кількість видів	Пропорція
<i>Equisetophyta</i>	1	1	2	1:1:2
<i>Polypodiophyta</i>	2	3	5	1:1,5:1,67
<i>Pinophyta</i>	1	1	1	1:1:1
<i>Magnoliophyta</i>	55	128	161	1:2,33:1,26
<i>Magnoliopsida</i>	49	109	135	1:2,22:1,24
<i>Liliopsida</i>	6	19	26	1:3,17:1,08
У цілому	59	133	169	1:2,25:1,37

Середня кількість родів у родині становить 25, видів у родині – 1,37. Основу складають види *Magnoliophyta* – 95,27 % (*Magnoliopsida* – 79,88 %, *Liliopsida* – 15,38 %). Судинні спорові рослини відіграють незначну роль (4,73 %). Такий розподіл є характерним для більшості флор.

Аналіз систематичної (таксономічної) структури часто використовують для дослідження процесів синантропізації флори (Protopopova, 1991; Burda, 1991). Досліджена нами міська деревна рослинність, хоча значною мірою і синантропізована (особливо угруповання 10–11 класу *Robinietaea*), проте на систематичній структурі ценофлор це майже не позначилося. Зокрема, такі родини, як *Chenopodiaceae* та *Brassicaceae*, де переважають синантропні види, у систематичній структурі (табл. 1) не увійшли до десяти перших. Це свідчить про те, що процеси синантропізації лісових угруповань мають свої специфічні риси та особливості і відбуваються в цілому повільніше, ніж трав'яної рослинності, більше протистоять фітоінвазіям. Проте одним з проявів антропогенної трансформації систематичної структури ценофлор є значна концентрація видів у небагатих родин.

Дослідження біоморфологічної структури ценофлор дають цінний аналітичний матеріал для з'ясування адаптивних процесів пристосувань рослин та рослинності до екологічних факторів, у тому числі антропогенного (табл. 3).

Таблиця 3

Біоморфологічна структура ценофлор синтаксонів лісопаркової рослинності

За К. Раункієром	Для загального списку видів, %	Для окремих синтаксонів, %	За І. Г. Серебряковим	Для загального списку видів, %	Для окремих синтаксонів, %
Гемікриптофіти	52	14–40	Дерева	18	15–32
Фанерофіти	28	13–30	Кущі	8	5–17
Терофіти	12	5–10	Трав'янисті монокарпіки	16	8–23
Криптофіти	5	1–5	Трав'янисті полікарпіки	56	33–58
Хамефіти	3	1	Ліани	2	1–3

За спектром життєвих біоморф (Raunkier, 1905) у видовому складі синтаксонів лісопаркових угруповань переважають гемікриптофіти. За життєвими формами І. Г. Серебрякова (Serebrjakov, 1962) переважають трав'янисті рослини. Значних відмінностей біоморфологічної структури ценофлор на рівні окремих синтаксонів не спостерігається.

Фітохорологічний (географічний) аналіз свідчить, що у видовому складі досліджених нами синтаксонів переважають види голарктичного геоелемента – 44 види (26 %). Крім того, європейсько-середземноморсько-азійський – 20 видів (12 %), гемікосмополітний – 17 видів (10 %) та євразійський – 14 видів (8 %), європейський – 12 та космополітний – 11 видів, що складає по 7 %, європейсько-середземноморський – 10 видів (6 %).

Оскільки диференціація синтаксонів нижчого рангу пов'язана з локальними екотопологічними процесами і більше залежить від рельєфу та розподілу місцезростань, то відмінностей спектрів географічної структури між окремими синтаксонами не слід очікувати. Місця (ранги) геоелементів при переході від одного синтаксону дослідженої лісової рослинності до іншого залишаються такими ж, незначно змінюються лише частки. Наприклад, частка видів голарктичного елемента коливається в різних синтаксонів від 26 до 37 %, проте у всіх синтаксонів він займає перше місце у спектрі географічної структури.

Синфітоіндикаційна оцінка синтаксонів. За методикою синфітоіндикації (Didukh, Plyuta, 1994; Didukh, 2011) було розраховано середні значення основних екологічних факторів для кожного опису. Потім, використовуючи результати наведеної вище класифікації, розраховували розмах амплітуди (у чисельнику) та оптимум (у знаменнику) для кожного синтаксону. У табл. 4 наведено результати такої оцінки.

Таблиця 4

Екологічні амплітуди синтаксонів лісопаркової рослинності м. Києва за даними синфітоіндикації

Синтаксони	Фактори				
	Вологість	Кислотність	Вміст азоту	Світловий режим	Сольовий режим
1	<u>8,5–14,0</u> 11,19	<u>4,5–10,0</u> 7,06	<u>3,0–9,5</u> 5,92	<u>4,0–8,0</u> 6,59	<u>4,5–12,0</u> 7,05
2	<u>8,5–14,5</u> 11,52	<u>4,5–5,5</u> 7,66	<u>3,0–9,5</u> 6,15	<u>3,0–8,0</u> 6,12	<u>4,5–12,0</u> 6,85
3	<u>8,5–13,5</u> 11,77	<u>5,0–9,5</u> 8,11	<u>3,5–9,5</u> 6,73	<u>3,0–8,0</u> 5,44	<u>5,0–9,0</u> 6,82
4	<u>8,5–14,5</u> 11,97	<u>5,0–10,0</u> 7,93	<u>3,5–9,5</u> 6,75	<u>3,0–8,5</u> 5,29	<u>5,5–12,0</u> 6,90
5	<u>8,5–14,0</u> 12,10	<u>5,0–9,0</u> 7,99	<u>3,5–9,5</u> 6,85	<u>2,5–7,5</u> 5,10	<u>5,0–9,0</u> 6,68
6	<u>9,5–14,5</u> 11,97	<u>4,5–10,5</u> 7,75	<u>4,0–9,5</u> 6,69	<u>3,0–8,0</u> 5,56	<u>4,5–12,0</u> 6,87
7	<u>8,5–14,5</u> 11,70	<u>5,5–10,0</u> 8,04	<u>4,0–9,5</u> 6,89	<u>3,0–8,0</u> 5,88	<u>4,5–12,0</u> 7,17
8	<u>9,5–14,0</u> 11,91	<u>5,0–10,0</u> 8,12	<u>4,0–9,5</u> 6,98	<u>3,0–8,0</u> 5,60	<u>5,0–8,5</u> 6,98
9	<u>9,5–16,0</u> 11,98	<u>5,0–16,0</u> 7,87	<u>3,5–9,5</u> 6,78	<u>3,0–8,0</u> 5,39	<u>4,0–12,0</u> 6,80
10	<u>10,5–14,5</u> 12,16	<u>5,0–9,0</u> 8,0	<u>3,5–9,5</u> 6,95	<u>3,0–8,0</u> 5,15	<u>4,5–12,0</u> 6,63
11	<u>10,5–14,5</u> 12,24	<u>5,0–9,0</u> 7,83	<u>3,5–9,5</u> 6,79	<u>3,0–8,0</u> 5,08	<u>5,0–9,0</u> 6,70

Примітка: у чисельнику наведено мінімальні та максимальні значення балів екологічного фактора, у знаменнику – середнє арифметичне відповідного фактора екологічної амплітуди кожного із синтаксонів. Синтаксони позначені номерами, що відповідають синтаксономічній схемі (див. вище).

Вологість. Оптимум амплітуд усіх синтаксонів знаходиться в межах 11–13 балів за шкалою вологості Я. П. Дідуха (Didukh, 2011). Ці значення відповідають мезофітам, бо ці види становлять основу видового складу угруповань лісової рослинності регіону досліджень. Мінімальні значення спостерігаються у синтаксонів 1 та 2, що належать до порядку *Quercetalia roboris*. У цих угрупованнях значна частка рослин тяжіє до більш посушливих місцезростань, що й позначилося на результатах фітоіндикації. Значних відмінностей амплітуд синтаксонів на градієнті вологості не спостерігається, амплітуди значною мірою перекриваються.

Кислотність. Оптимуми амплітуд синтаксонів за кислотністю знаходяться в межах 7–8 балів (крім синтаксону 3). Таким чином, у видовому складі синтаксонів переважають субацидофіли, що мають такий же оптимум. За шкалою pH такі ґрунти належать до слабкокислих (pH 5,5–6,5) (Didukh, 2011), якими є сірі лісові ґрунти і на яких сформувалися угруповання широколистяних лісів м. Києва, а нині – їх залишків та лісопаркової рослинності.

Сольовий режим. Основу видового складу становлять види-семіевтрофи (Didukh, 2011). Як і за кислотністю та вологістю, амплітуди синтаксонів за фактором

сольового режиму (трофності) значною мірою перекриваються, а оптимуми близькі. Це пояснюється тим, що досліджені угруповання флористично та екологічно близькі (табл. 4) і здебільшого належать до одного союзу чи порядку. Слід зазначити, що розмах значень (ширина амплітуд) за сольовим режимом значний внаслідок переважання евритопних видів у видовому складі, особливо у синантропній фракції.

Вміст азоту. Оптимуми більшості синтаксонів відповідають 6–7 балам за шкалою вмісту азоту. В абсолютних одиницях це приблизно 0,2–0,3 %, або 20–30 мг сполук азоту на 100 г ґрунту (Didukh, 2011). Найменші показники у синтаксонів 1 та 2, що належать до порядку *Quercetalia roboris*. Їх угруповання трапляються в основному на території парку Партизанської слави, який закладено на місці корінного сосново-дубового лісу. Тому тут переважають бідніші дерново-підзолисті ґрунти, які містять менше органіки (органічного опаду), і вона швидше розкладається (мінералізується). З іншого боку, максимальні значення за цим фактором у синтаксонів 10 та 11, що належать до класу штучних деревних насаджень *Robinietaea*. Більшість лісових синантропних видів, що переважають у цих угрупованнях, є нітрофілами (*Urtica dioica*, *Humulus lupulus*, *Geum urbanum*, *Sambucus nigra*, *Alliaria petiolata*). Отже, рівень антропогенного навантаження і показники вмісту азоту, розраховані для угруповань за методикою синфітоіндикації, значно корелюють.

Світловий режим. Більшість видів у видовому складі виділених синтаксонів – гемісциофіти, що обумовило відповідні значення екологічних оптимумів виділених синтаксонів (5–6 балів). Оскільки кількість проникаючого світла прямо залежить від зімкнутості деревного ярусу, розраховані показники світлового режиму максимальні у синтаксону 1, де постійний *Pinus sylvestris* і такі угруповання світлі. Тому у видовому складі трав'яного ярусу мішаних дубово-соснових лісів трапляються більш вибагливі до світла лучні види і більше злаків (*Calamagrostis epigeios*, *Festuca ovina*).

Крім порівняння синтаксонів на градієнті одного екологічного фактору метою нашого дослідження було також зіставлення амплітуд синтаксонів на градієнтах різних факторів. Але порівнювати їх безпосередньо, внаслідок різного масштабу шкал у різних екофакторів, неможливо. Тому ми спочатку розрахували відносну широту амплітуд синтаксонів за кожним фактором, виражену у відсотках (частинах) від загальної довжини амплітуди кожного екологічного фактору.

Установлено, що найширші амплітуди у досліджених синтаксонів спостерігаються за фактором вмісту азоту і за світловим режимом. За цими факторами коливання значень екофакторів, розрахованих для описів одного синтаксону, становлять 54 та 55 % загального масштабу шкал цих факторів відповідно. Найбільш стабілізованим показником, що для різних описів одного синтаксону варіював найменше, виявилася вологість. Так, розмах її значень становив 23 % від загальної довжини (масштабу) шкали Hd. Це пояснюється тим, що у зрілих лісових угрупованнях зі сформованою структурою створюється своєрідний мікроклімат, і коливання вологості не лише повітря, а й в ґрунті протягом сезону менші, ніж на відкритій місцевості.

Методика фітоіндикації передбачає і ґрунтується на незалежності (ортогональності) тих факторів, які беруться в розрахунок. Проте насправді екологічні фактори корелюють, оскільки ґрунтоутворюючі процеси взаємопов'язані. Така кореляція в різних угрупованнях та на рівні різних типів рослинності і класів формацій є різною. Це теж повинно бути предметом дослідження. Оскільки розраховані показники екофакторів є кількісними, ми використали традиційний коефіцієнт кореляції Пірсона.

У табл. 5 наведено коефіцієнти кореляції між 4 едафічними факторами (Hd-Nt), а також світловим режимом та фактором гемісциобності видів (антропоотолерантності), про який піде мова далі.

Сильну кореляцію виявлено між фактором вологості та вмісту азоту в ґрунті. Дійсно, більше накопичення органіки та повільніше її розкладання, внаслідок меншої доступності кисню, спостерігається за гідрофітних умов. Зв'язок з кислотністю ґрунтів, де також кореляція є сильною, пояснити важче, але, імовірно, що така залежність буде

спостерігатися лише в холодному чи помірному кліматі і, у тому числі, у регіоні досліджень, що знаходиться на півдні лісової зони. Що стосується кореляції між вологістю і світловим режимом, то це пов'язано із лісовим мікрокліматом, адже в тінистих широколистяних лісах зростають вибагливіші до зволоження види.

Таблиця 5

Кореляція екологічних факторів місцезростань деревної рослинності						
	Hd	Rc	Tr	Nt	Lc	Hm
Hd	–					
Rc	0.71	–				
Tr	–0.04	0.33	–			
Nt	0.82	0.87	0.49	–		
Lc	–0.84	–0.59	0.41	–0.56	–	
Hm	–0.36	–0.47	–0.04	–0.34	0.39	–

Примітка: Hd – вологість, Rc – кислотність, Tr – сольовий режим, Nt – вміст азоту у ґрунті, Lc – світловий режим, Hm – гемеробність.

Антропогенна трансформація. Процеси антропогенної трансформації в лісах мають свої особливості. Провідним фактором антропогенного впливу є рекреація. Крім негативного впливу прямої дії, зокрема зривання ранньоквітучих ефемероїдів, відбувається ще ущільнення ґрунту через витоптування, що призводить до погіршення водопроникності та аерації ґрунтів. На останніх стадіях рекреаційної дигресії спостерігається площинний змив та ерозія ґрунтів.

Процеси антропогенної трансформації проявляють себе раніше менш помітними і оборотними змінами – і це можна побачити на видовому складі та структурі угруповань. Серед них зменшення зімкненості деревостану, чагарникового ярусу, розбивання і змив лісового опаду та фрагментація нижніх, вразливіших ярусів. Змінюється і видовий склад. Це знаходить своє відображення у змінах біоморфологічної структури – зростає частка видів із коротким життєвим циклом, так званих терофітів (*Impatiens parviflora*, *Lapsana communis*, *Moehringia trinervia*, *Cardamine impatiens*) (Goncharenko, Holyk, 2014). Це одночасно і адаптивна реакція рослинності, і наслідок тривалого антропогенного впливу.

Надійним індикатором антропогенної трансформації міських лісів є поява адвентивних видів (*Partenocissus quinquefolia*, *Padus serotina*, *Lactuca serriola*, *Bidens frondosa*). Змінюється також еколого-ценотична структура угруповань. Зокрема, збільшується частка і рясність діагностичних видів синантропних класів, зокрема *Galio-Urticetea* Passarge ex Kopecky 1969 (*Urtica dioica*, *Alliaria petiolata*, *Geum urbanum*, *Lamium maculatum*), *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer et al. ex von Rochow 1951 (*Arctium lappa*, *Ballota nigra*, *Artemisia vulgaris*), *Robinietaea* (*Juglans regia*, *Chelidonium majus*, *Robinia pseudoacacia*) (Goncharenko, Ignatjuk, Selyag-Sosonko, 2013). Внаслідок руйнації вертикальної структури лісових угруповань, розрідження щільності деревостану, збільшення кількості проникаючого світла та більшої стійкості до витоптування злаків у лісах зростає кількість лучних та доволі світлолюбних видів.

Чутливим індикатором антропогенного навантаження є частка синантропних видів у видовому складі угруповань (рис. 2).

Як бачимо, найвищий ступінь синантропізації (близько 40 %) мають синтаксони 10 та 11, що узгоджується і підтверджує правильність віднесення їх до класу штучних деревних насаджень *Robinietaea*. А найменші значення у синтаксонів 5 та 9 (близько 20 %), де крім меншої частки синантропних видів та більшої природних, з незначним траплянням наявні созологічно цінні, червонокнижні та вразливі лісові

види (*Lilium martagon* L., *Equisetum hyemale* L., *Corydalis cava* (L.) Schweigg. & Körte, *Actaea spicata* L., *Scilla bifolia* L.). Інші угруповання займають проміжне положення.

Для кількісної оцінки ступеня антропогенної трансформації ми скористалися екологічними шкалами гемеробності видів (Frank, Klotz, 1990). На рис. 3 показано середні значення гемеробності, розраховані для груп описів кожного синтаксону.

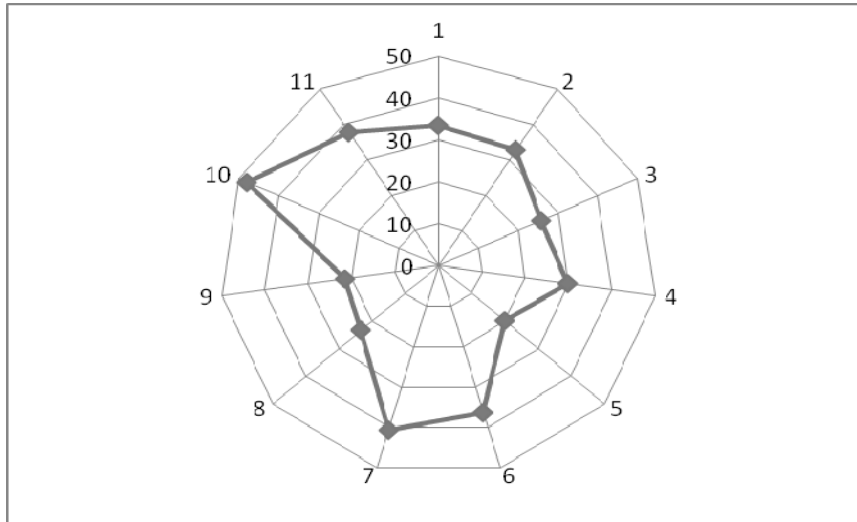


Рис. 2. Частка синантропних видів у видовому складі синтаксонів деревної рослинності м. Києва

Для більшості синтаксонів розраховані середні значення становлять 3–4 бали за шкалою гемеробності (Frank, Klotz, 1990), тобто відповідають мезо- та бета-еугемеробам. Саме такі види складають аборигенну фракцію флори міських лісів. Проте у тих синтаксонів, де кількість і рясність синантропних видів зростає, середні значення гемеробності різко збільшуються. Так, найменші вони у синтаксонів природного порядку *Fagetalia* і значно вищі у порядку штучних насаджень *Chelidonio-Robinietales* класу *Robinietales*.

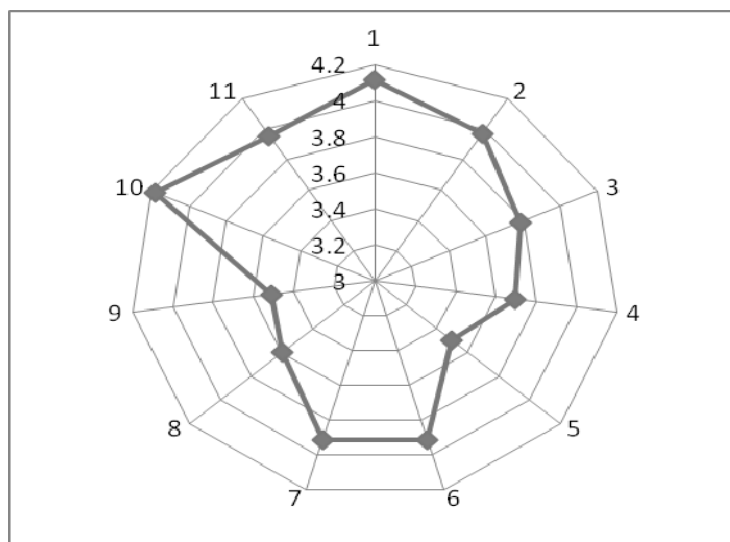


Рис. 3. Гемеробність видового складу синтаксонів деревної рослинності м. Києва

Як зазначалося раніше, під впливом антропогенного фактору в лісопаркових угруповань змінюється еколого-ценотична структура. Усі види ми класифікували на 6 категорій (еколого-ценотичних елементів):

- лісові види – аборигенні види, переважно неморальні;
- лучні види – також аборигенні види, характерні для лук, але в Лісостепу та у лісовій зоні вони часто трапляються також у лісах;
- апофіти – аборигенні синантропні види, що пристосувалися і тяжіють до порушених лісів;
- адвентивні види – види, невідомі занесені у флору, частина їх повністю натуралізувалася у лісах і поширюється самосівом, витісняючи природні види;
- культурали (саджені) – види, поява і поширення яких у флорі повністю пов'язана з людиною;
- інші – збірна категорія, в яку увійшли переважно узлісні види та ті, які не можуть бути віднесені до жодної з перерахованих вище категорій або належать до декількох категорій одночасно.

На рис. 4 показано співвідношення зазначених вище еколого-ценотичних груп у структурі ценофлор синтаксонів лісопаркової рослинності.

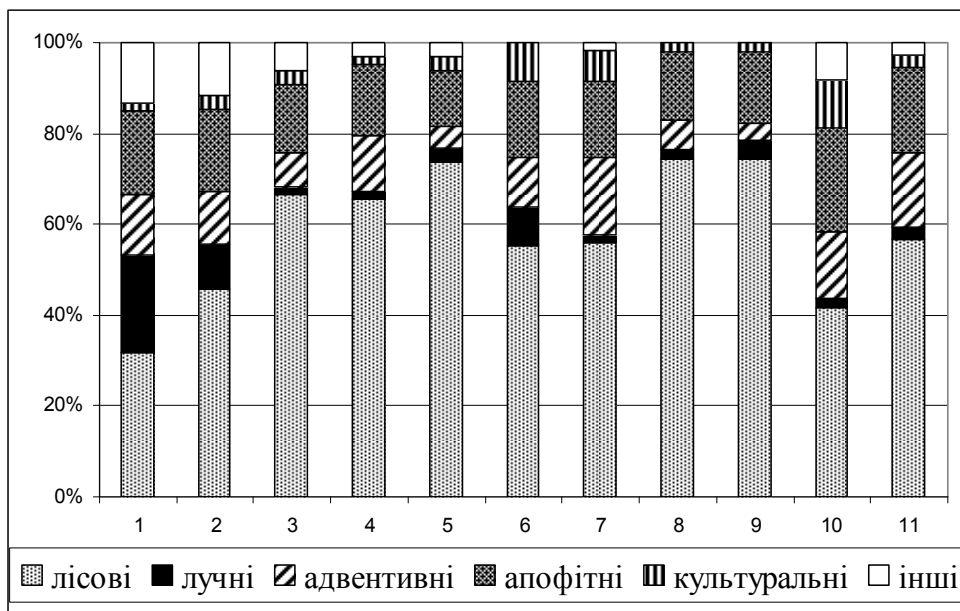


Рис. 4. Співвідношення еколого-ценотичних груп у структурі ценофлор синтаксонів деревної рослинності

Найбільша частка лісових видів (75 %) та найменша синантропних спостерігається у синтаксоні 9, до якого увійшли угруповання найбільш збережених лісів м. Києва. А також угруповання інших синтаксонів (3–5, 8), що були включені до порядку *Fagetalia*. Вони мають приблизно 70 % лісових видів. Виняток становлять синтаксони 6–7 з цього ж порядку – їх ступінь синантропізації набагато вищий, а лісових видів у видовому складі менше (50–60 %). Віднесення угруповань синтаксонів 6 та 7 до *Fagetalia* пояснюється, головним чином, подібністю їх фізіономії (домінантів трав'яного ярусу) та вертикальної структури до природних лісів. Але в їх видовому складі різко зростає рясність і кількість лісових бур'янів (*Impatiens parviflora*, *Lapsana communis* L., *Chaerophyllum temulum* та ін.)

В угрупованнях дубово-соснових лісів (синтаксони 1–2) також менша частка лісових видів (30–45 %). Це пов'язано, головним чином, із кращим світловим

режимом у світлих соснових лісах та насадженнях. Тому тут більше узлісних видів, що становлять більшість у категорії «інші» на рис. 4. Рівень синантропізації ценофлор мішаних лісів (синтаксони 1–2) також вищий, що пов'язано із більшою відвідуваністю та доступністю для людини світлих лісів (парк Партизанської слави і т.п.) на вирівняному рельєфі у порівнянні із широколистяними лісами на почленованому рельєфі.

Що стосується синтаксонів 10–11, які нами віднесені до класу *Robinietaea*, то тут частка не лише апофітів, а й адвентивних та культуральних видів більша. Втрата підліску, фрагментація трав'яного ярусу, збільшення частки нітрофільних видів (*Urtica dioica*, *Humulus lupulus*, *Galium aparine*) – усе це корелює і свідчить про значний рівень антропогенного навантаження.

ВИСНОВКИ

Синтаксономічна різноманітність дослідженої частини деревної рослинності м. Києва відповідає обсягу двох класів – *Quercio-Fagetea* та *Robinietaea*. Угрупування лісових класів *Vaccinio-Piceetea*, *Alnetea*, *Salicetea purpureae* нами не досліджувалися. Вони поширені менше, переважно у передмісті, на околицях, або у заплаві та на боровій терасі Дніпра. Розташування регіону досліджень на межі лісової та лісостепової зон зумовлює більшу подібність мішаних лісів до *Quercio-Fagetea*, аніж до північнішого *Vaccinio-Piceetea*.

Подібність виділених синтаксонів значна, про що свідчать результати кластерного аналізу. Це є наслідком поширення в міських лісах антропоотолерантних видів, більшість яких є стійкими та мають широку екологічну валентність. Отже, антропогенний вплив призводить до зростання однорідності рослинності, втрати її синтаксономічного різноманіття, зменшення бета-різноманітності за Р. Уіттекером (Whittaker, 1980).

Аналіз ценотичної диференціації з використанням методики синфітоіндикації дозволив встановити провідні екологічні фактори. Визнання екофактору провідним чи другорядним (невпливовим) залежало від того, наскільки відрізняються оптимуми екологічних амплітуд синтаксонів за тим чи іншим фактором. Там, де відмінності значні, можна говорити про «диференціацію» оптимумів синекоекологічних амплітуд угруповань рослинності.

Так, провідними факторами виявилися вміст азоту в ґрунті, світловий режим та гемеоробність, у той час як значення вологості та кислотності майже не змінювалися при переході від одного синтаксону до іншого. Зважаючи, що фактори корелюють між собою, можна припустити, що три зазначені провідні фактори, імовірно, відображають вплив одного – прихованого фактору, який виміряти безпосередньо неможливо. Мова йде про антропогенний вплив. Досліджені угруповання міських лісів зазнають різного антропогенного навантаження і перебувають на різних стадіях рекреаційної дегресії. У такому випадку забур'янення лісової ценофлори, головним чином вибагливими до азоту видами, позначається на показнику Nt при фітоіндикації. Руйнування деревного ярусу, теж внаслідок антропогенного впливу, відображається на світловому (Lc) режимі. А гемеоробність, яка залежить від частки антропоотолерантних видів в угрупованнях, є прямим індикатором та мірою ступеня антропогенної трансформації ценофлор синтаксонів.

Такі показники, як біоморфологічна структура, частка синантропних видів, співвідношення еколого-ценотичних груп у видовому складі синтаксонів міської лісової рослинності, індикативні для кількісної оцінки синантропізації рослинності великих та малих міст. Зокрема, у біоморфологічній структурі порушених лісів значно зростає частка терофітів, відношення частки адвентивних видів до аборигенних та апофітів до природних видів.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ / REFERENCES

- Ahroekolohycheskyi atlas Rossyy y sopredelnykh hosudarstv: selskokhoziaistvennye rastenyia, ykh vredytely, bolezny y sorniaky [Interactive agricultural ecological atlas of Russia and neighboring countries: economic plants and their diseases, pests and weeds] URL: <http://www.agroatlas.ru/en/index.html>
- Baza dannykh, 2011. efloras.org. URL: <http://www.efloras.org>.
- Burda, R. I., 1991. Antropohennaja transformaciya flory [Anthropogenic transformation of flora]. Naukova Dumka, Kyiv (in Russian).
- Didukh, Ya. P., 2011. The ecological scales of the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Phytosociocenter, Kyiv. 176 p.
- Didukh, Ya. P., Plyuta, P. G., 1994. Fitoindikaciia ekologicheskikh faktorov [The phytoindication of ecological factors]. Naukova Dumka, Kiev (in Ukrainian).
- Flora URSS (Flora RSS Ucr.) 1936–1965. AN URSS Naukova Dumka, Kiev. Vol. 1–12 (in Ukrainian).
- Frank, D., Klotz, S., 1990. Biologisch-ökologische Daten zur Florader DDR. Wiss. Beitr. M.-Luther-Univ., Halle-Wittenberg, 1–167.
- Global biodiversity information facility. <http://www.gbif.org>
- Goncarenko, I. V., Ignatjuk, O. A., Selyag-Sosonko, Yu. R., 2013. Lisova roslynnist urochyshha Feofanija ta jiji antropoghenna transformaciya [Forest vegetation of the Feofania tract and its anthropogenic transformation]. Ecology and Noospherology 24(3–4), 51–63 (in Ukrainian).
- Goncharenko, I. V., 2001. Florystychne ta fitosenotychne riznomanittia pivnichno-skhidnoi chastyny Lisostepu Ukrainy (Sumskyi heobotanichnyi okruh) [Floristic and phytocoenotic diversity in the northeastern part of Ukrainian Forest-Steppe (Sumy geobotanical district)]. Avtoref. dys... kand. biol. nauk: 03.00.05 [Manuscript candidate's degree by speciality 03.00.05 – botany]. M. G. Kholodny Institute of Botany of NAS of Ukraine, Kyiv, 20 (in Ukrainian).
- Goncharenko, I. V., Holyk, H. M. 2014. Ekolohichniy analiz mistsevrostan lisovoi roslynnosti parkiv «Nivky» ta «Teremky» m. Kyieva [Kyiv park «Nivki» and «Teremki» forests and ecological analysis of their habitats]. Ecology and Noospherology 25(3–4), 53–68 (in Ukrainian).
- Goncharenko, I. V., 2015a. DRSA: alhorytm neyerarkhycheskoi klasteryzatsyy s yspolzovanyem K-NN hrafa y eho prymerenye v klasyfikatsyy rastytelnosti [DRSA: a non-hierarchical clustering algorithm using k-nn graph and its application in vegetation classification]. Vegetation of Russia 27, 125–138 (in Russian).
- Goncharenko, I. V., 2015b. Metod «sortuiuchoi» klasteryzatsii (DRSA) dlia klasyfikatsii roslynnosti [A method of «sorting» clustering (DRSA) for the classification of plant communities] Dopovidi NAN Ukrainy 9, 129–136 (in Ukrainian).
- Goncharenko, I. V., Holyk, H. N., 2015. Klasyfikatsiya y fytoekolohycheskaia otsenka lesoparkovoi rastytelnosti h. Kyieva [Classification and phytoecological assessment of the Kiev forest-park vegetation]. Phytodiversity of Eastern Europe 9(4), 129–158 (in Russian).
- Kopečky, K., Hejny, S., 1974. A new approach to the classification of antropogenic plant Communities. Vegetatio 29, 17–20.
- Lubchenko, V. M., 1983. Shyrokolystiani lisy z uchastiu Carpinus betulus L. poblyzu m. Kyieva [Broad-leaved forest with the participation Carpinus betulus L. in the Kiev outskirts]. Urk. botan. zhurn. 40(1), 30–34 (in Ukrainian).
- Mosyakin, S. L., Fedoronchuk, M. M., 1999. Vascular plants of Ukraine: A nomenclatural checklist. Kiev. 345 p.
- Parnikoza, I. Yu., Inozemtseva, D. M., 2005. Suchasnyi stan tsenopopuliatsii ridkisykh roslyn rehionalnoho landshaftnoho parku «Lysa hora» (m. Kyiv) [Today's state cenopopulations of rare plants from the landscape park «Lysa hora» (Kyiv)]. Urk. botan. zhurn. 62(5), 649–656 (in Ukrainian).
- Pro zatverdzhennia Programy rozvytku zelenoi zony g. Kyiva do 2010 roku ta kontseptsii fopmuvannia zelenykh nasadzen v tsentralnii chastini mista, 2005 http://kmr.ligazakon.ua/SITE2/1_docki2.nsf/a1ldocWWW/F568AC23F047A944C22573C00053FA80?OpenDocument
- Protopopova, V. V., 1991. Synantropnaia flora Ukrainy y puty ee razvytyia [Synanthropic flora of Ukraine and ways of its development]. Naukova dumka, Kiev (in Ukrainian).
- Raunkiaer, C., 1905. Types biologiques pour la géographie botanique. Bulletin Académie-que, Revue Scientifique Danemark, 347–437.
- Raunkiaer, C., 1934. The life form of plants and statistical plant geography. Claredon, Oxford, 632.
- Serebrjakov, I. G., 1962. Ekolohycheskaia morfolohyia rastenyi [Ecological

- morphology of plants]. Vysshaya shkola, Moscow (in Russian).
- Shelyag-Sosonko, Yu. R., Didukh, Ya. P., Kuzmichev, A. I., Padun, I. M., 1984. Roslynnist urochyshcha Lysa hora (okolitsi m. Kyieva) [Vegetation of the Lysaya Mountain Locality (Kiev Environs)]. Urk. botan. zhurn. 41(1), 86–90 (in Ukrainian).
- Takhtajan, A. L., 1978. Florysticheskiye oblasti Zemly [Floristic Regions of the Earth]. Nauka, Leningrad (in Russian).
- Tolmachev, A. I., 1986. Metody sravnytelnoi floristyky y problemy florohezeza [Methods of comparative floristics and problems of florogenesis]. Nauka, Novosibirsk (in Russian).
- Weber, H. E., Moravec, J., Theurillat, J.-P., 2000. International Code of Phytosociological Nomenclature. 3rd edition. Journal of Vegetation Science 11, 739–768.
- Whittaker, R., 1980. Soobshchestva y ekosystemy [Communities and ecosystems]. Progress, Moscow (in Russian).
- Zaverukha, B. V., 1985. Sosudystye rastenya [Vascular plants] Priroda Ukraynskoi SSR. Rastytelnyi myr [Nature of the Ukrainian SSR. World of plants]. Naukova Dumka, 20–46 (in Russian).

Стаття надійшла в редакцію 06.03.2017