

впровадженню нового еколого-економічного механізму охорони, відтворення та використання ресурсів мисливських тварин. Тільки з проведенням принципово нової державної екологічної політики на засадах платного користування за спеціальне використання ресурсів мисливських тварин та угідь, мисливське господарство України стане високодохідною ланкою національної економіки. інструментом реалізації екологічної політики.

Літературна

1. **Forestry policy in Europe.** – FAO Forestry Department: 1988. – 283 p.
2. **Малиновский А.В.** Охотничье хозяйство европейских социалистических стран. – М.: Лесн. пром-сть, 1973. – С. 18-89.
3. **Моисеев Н.А.** Воспроизводство лесных ресурсов (вопросы экономики, планирования и организации). – М.: Лесн. пром-сть, 1980. – С. 59.
4. **Синякевич И.М.** Эколого-экономические основы стимулирования комплексного лесопользования (на примере Украинской ССР): Дис.... док. экон. наук: 08.00.21. – Львов, 1987. – 581 с.
5. **Синякевич И.М.** Лісова політика: Навч. підручник. – Львів: ІЗМН. – 2004. – 304 с.

УДК: 582.632.2:581.57

Доц. С.В. Роговський, канд. с.-г. наук –
Білоцерківський ДАУ

ВНУТРІШНЬОВИДОВА МІНЛИВІСТЬ ТА АДАПТАЦІЙНА СТРАТЕГІЯ (QUERCUS ROBUR L.) НА ПРИКЛАДІ ДУБОВИХ НАСАДЖЕНЬ ДЕНДРОПАРКУ "ОЛЕКСАНДРІЯ"

Розглянуто взаємозв'язок внутрішньовидової мінливості та адаптивної стратегії *Quercus robur* L. На основі літературного огляду та фактичного матеріалу зібраного в парку "Олександрія" НАН України, показано роль генотипової мінливості в популяційній адаптації дуба звичайного та місце модифікаційної мінливості в онтогенетичній адаптації. Обговорюються факти зниження адаптаційної здатності дерев дуба в перестійному стані. Висловлюється припущення, що токсичність кореневих виділень дуба для власних проростків є одним з адаптивних пристосувань, спрямованих на збереження виду.

Ключові слова: *Quercus robur*, адаптація, мінливість, популяція, ліс, парк, онтогенез, фітоценоз

Doc. S.V. Rogovsky – Bila Therkov state agrarian university

Intraspecific variability and adaptive strategy *Quercus Robur* L. on example of dendropark "Olexandria"

Interaction of intraspecific variability and adaptive strategy *Quercus robur* L. is considered. Role genotypic variability in population adaptation of oak and place of modification variability in ontogenetic adaptation was showed on base of literary review and real materials. Facts of decrease of adaptive ability of trees of oak in declining state have been considered. It is supposed, that toxicity of root secretions of oak for own seedlings are one of adaptive devices, which directed on preservation of species.

Keywords: ontogenetic, population adaptation, stress, modification and genotypic variations.

У останні роки збереження та відтворення дубових лісів в Україні стало особливо актуальним. У зв'язку зі зростаючим попитом на деревину дуба, в тому числі для експортних поставок, істотно зменшилася площа природних дібров і судібров, порушилась вікова структура дубових лісів, в якій участь

деревостанів молодшого віку завищена, а старшого – в кілька разів менша за оптимальну, зменшився об'єм відтворюючих посадок. В ряді регіонів антропогенний тиск на популяції дуба підсилюється забрудненням повітря, ґрунтів і ґрунтових вод шкідливими викидами промислового виробництва та транспорту. Відмічене в окремі роки зростання континентальності клімату, особливо у весняно-літній період, сприяло поширенню шкідників та хвороб, що негативно вплинуло на репродуктивну здатність дерев дуба, зменшило урожай жолудів та погіршило їх посівні якості. В цих умовах лісокультурні насадження дуба створювали випадковим посадковим матеріалом, що на фоні значного зменшення фінансування, а відтак і зменшення догляду, призвело до зменшення довговічності посадок дуба і їх низької якості. Розбалансованим є співвідношення штучних і природних дібров. Неконтрольовані рубки дуба звичайного в лісосмугах різних категорій захисту завдали значних збитків генофонду дуба в цих насадженнях. Виникла реальна загроза збереження цілісності внутрішньовидового різноманіття даного виду, і з'явилась необхідність термінового і всебічного вивчення взаємозв'язку внутрішньовидової мінливості *Q. robur L.* та його адаптаційної здатності з метою збереження гетерогенності популяцій та посилення їх біологічної стійкості.

Різнманіття видової популяції (дуба звичайного) визначається наявністю в ній особин, які варіюють за притаманними їм ознаками так, що це забезпечує достатнє її виживання в межах ареалу, а також при значному варіюванні умов існування. Здебільшого стійкість проти основних типів стресових навантажень пов'язана з втратою здатності особин до заселення розширеної життєвої площі, а відтак і до підтримки популяційного тиску в екосистемі [4]. Для дуба звичайного таке визначення є особливо доречним, адже для даного виду характерна слабка здатність до розширення ареалу. Без сторонньої допомоги важкі жолуді можуть прорости тільки в межах крони материнського дерева, і тільки незначна частина їх переноситься птахами і гризунами на більші віддалі. Та й врожаї жолудів, які могли б забезпечувати самовідтворення популяцій, бувають порівняно рідко – один раз у 6-10 років. В цих умовах адаптивна стратегія даного виду здійснюється за рахунок внутрішньовидової мінливості, яка з одного боку – забезпечує виживання та розмноження найбільш пристосованих до певних едафічних умов форм (популяційна гено-типічна мінливість), а з другого – високою резистентністю особин проти впливу несприятливих чинників навколишнього середовища (модифікаційна онтогенетична мінливість). В дубових лісах виділяються географічні форми, які дають високий господарський ефект тільки в межах певних кліматичних районів, і екологічні форми, які свій генетичний потенціал розкривають у певних ґрунтових умовах. Як правило, екологічні, вірніше едафічні, форми відповідають певним типам умов місцезростання. В Україні розрізняють вісім географічних форм, або кліматипів дуба звичайного [10]. Експериментально встановлено, що кращі результати за продуктивністю і стійкістю насаджень дуба отримано при використанні насіння в межах кліматипів [3]. С.С.П'ятницький [13] виділив в Україні чотири фенологічні форми дуба: рання, відносно посухостійка, нагірних місць зростання; пізня – понижених

місць і ділянок рельєфу; рання, вологолюбніша, заплавних дібров; пізня суборова надрічкових терас. В.І. Білоус [2] виділяє проміжну форму дуба звичайного. Кожна з цих форм має свій екологічний оптимум. У лісах перехідного типу, як правило, насадження складаються з різних форм дуба: ранньої, пізньої, проміжної. В цих умовах генетичне різноманіття забезпечує високу стійкість і продуктивність насаджень. Ми вважаємо, що внутрішньовидова мінливість дуба звичайного є елементом адаптивної стратегії даного виду. А.А. Жученко [5] під адаптацією розуміє "процес, або результат процесу, будь яких змін в структурі або функціях організму, які забезпечують здатність до існування в даному середовищі". Під адаптивною стратегією ми розуміємо здатність видової популяції протистояти неоптимальним умовам зовнішнього середовища за рахунок онтогенетичних та філогенетичних адаптивних пристосувань, які забезпечують виживання організмів та самовідтворення популяції.

В процесі еволюції, завдяки самовідтворенню популяцій дуба звичайного в межах зростання материнських дерев, природний добір відкидав екотипи, не пристосовані до даних едафічних умов. Ось чому, виділені С.С. П'ятницьким феноформи в чистому вигляді трапляються тільки в певних екотопах, де інші феноформи з тих чи інших причин не витримують конкурентного добору. Наприклад, пізня форма успішно зростає в понижених місцях, де в морозобійних ямах весняні заморозки знищують самосів і генеративні органи ранньої феноформи. Переваги ранньої феноформи в нагірних та заплавних місцезростаннях полягають у більшій морозостійкості [9] і посухостійкості [3], кращому використанні ранньовесняної вологи та освітлення [7], самосів пізньої феноформи в нагірних місцезростаннях і в степу гине від нестачі вологи в період весняно-літньої засухи [15] і страждає від пізньовесняних заморозків, які побивають ніжне листя пізньої форми, залишаючи неушкодженим зміцніле листя ранньої форми [3]. Адаптивний потенціал вищих рослин – це не тільки здатність до виживання, але і до самовідтворення та саморозвитку в умовах середовища, яке постійно змінюється, внаслідок взаємозв'язку і функціонування генетичних програм, до яких входять онтогенетична, або індивідуальна, і філогенетична, або популяційну адаптації [5]. Адаптивний потенціал дуба, таким чином, реалізується за рахунок популяційної адаптації, яка проявляється через існування кліматипів, феноформ та форм дуба, пристосованих до певних ґрунтів та інших едафічних чинників, і онтогенетичної адаптації, яка реалізується в ході індивідуального розвитку рослин за рахунок модифікаційної мінливості в межах норм реакції. За визначенням М.А. Шишкіна [16], модифікації необхідно розглядати як спосіб реалізації фенотипів одного і того ж генотипу в різних умовах розвитку. Для дуба звичайного характерна широка норма адаптивної реакції і відповідно великий діапазон фенотипової мінливості. Експериментально встановлено, що дерева дуба здатні успішно переносити засуху, особливо рання форма [14], витримувати стрес від впливу високих температур [7] влітку та сильних морозів взимку [6,14]. Більшість дослідників підкреслює світлолюбність дуба звичайного, для якого особливо важливе верхнє освітлення крони при допустимості та навіть бажаності бокового затінення, особливо в молодому віці [10].

К.Б. Лосіцький [9] наголошував, що дуб є найбільш стійким, інтенсивно росте в висоту і по діаметру, накопичує більшу масу органічних речовин в умовах повного освітлення його крон прямими сонячними променями не тільки зверху, а й з боків. Поряд з цим вимогливість дуба до умов освітлення не є величиною постійною. Вона змінюється залежно від фізико-географічних умов, ґрунтів, гідрологічного режиму, тобто екологічних умов, віку та стану рослини. Чим сприятливіші екологічні умови зростання дуба, молодші та здоровіші його рослини тим він є більш тіневитривалишим. Найбільш тіневитривалими є молоді сіянці дуба звичайного, про що свідчить тривале (до 5-8 років) виживання самосіву під пологом лісу. Нам доводилось зустрічати в затінених місцях самосійні рослини дуба віком більше 10 років. Різка зміна інтенсивності освітлення, особливо в перестійному віці, небажана для дуба і, як правило, різко знижує його стійкість і життєздатність. Як показали наші спостереження в старовіковій діброві дендропарку "Олександрія", при видаленні сусідніх дерев і істотному збільшенні інтенсивності освітлення, на дубах пробуджуються сплячі бруньки і розростається вторинна крона. Старовікові дерева, четвертої стадії онтогенезу [14], мобілізують для цього росту запасні речовини і послаблюють свій імунітет. Як правило, молоді пагони і листя сильно пошкоджуються листогризними шкідниками: дубовою зеленою листовійкою (*Tortrix viridana* L.), глодовою листовійкою (*Archips xylosteana* L.), золотогузом (*Euproctis chrysorrhoea* L.), а молоде відновлене листя – барошністою россою. Дуже ослаблені дерева вражаються опеньком та ксилофагами, які нерідко є носіями збудників трахеомікозу. Практика лісового і паркового господарства підтверджує, що з віком у дерев дуба знижується біологічна стійкість та здатність до модифікаційної адаптації, особливо до різкої зміни екологічних умов.

Напевне найважливішим адаптивним пристосуванням даного виду є вироблена в процесі історичного розвитку здатність при невеликій порівняно з більшістю деревних порід, кількості важких насінин давати достатню для самовідтворення виду кількість сходів, які мають високу життєздатність і можуть утворювати насадження материнського складу. Маючи значний запас поживних речовин у сім'ядолях, які забезпечують не тільки проростання, а і автономний ріст сіянців дуба на перших етапах онтогенезу та здатність проростати буквально з поверхні ґрунту, використовуючи вологу опадів за рахунок витягування гіпокотілю, сіянці дуба уже в перший рік формують глибоку (50-80 см) кореневу систему та головне стебло (10-15 см). Експериментально встановлено значне варіювання зовнішньої та внутрішньої структур пагонів дуба в різних ґрунтово-кліматичних умовах [14]. У даному випадку адаптивна стратегія дуба реалізується за рахунок здатності вузькоспеціалізованих до певних кліматичних та едафічних умов феноформ і екотипів дуба максимально ефективно використовувати наявні ресурси вологи, тепла, родючості ґрунту і отримувати переваги в рості та розвитку. Тобто генетично закріплена популяційна адаптація реалізується через модифікаційну мінливість і адаптацію онтогенетичну, що дає змогу при рівних умовах виживати і отримувати домінуюче положення тим сіянцям дуба, у яких генетично зумовлена пристосованість до даних кліматичних і едафічних умов.

Якщо в природних умовах популяції дуба здатні до самовідновлення, то в практиці лісового господарства самовідновлення дуба майже не відбувається [11], а в паркових біоценозах спостерігається тільки часткове самовідновлення дуба на ділянках з фітоценотичним складом частково зміненого, але лісового типу та зрідженого деревостану [17]. Штучні лісові екосистеми, в тому числі паркові, відрізняються від природних неповночленністю і невиробленістю механізмів саморегуляції, адаптивні пристосування, вироблені в процесі еволюції через невідповідність зовнішнього середовища і генетичної програми не спрацьовують уже на першому етапі онтогенезу. В лісовому господарстві звичайно практикується створення монокультур зі спрощеною фітоценотичною структурою. Вони найменш стійкі проти різноманітних антропогенних навантажень, часто вражаються хворобами і шкідниками і, як правило, не здатні до самовідновлення [8]. Адаптивна здатність штучних популяцій дуба значно нижча. В них рослини, як правило, не мають генетично закріпленої пристосованості саме до цих едафічних умов, взаємозв'язки між рослинами дуба та оточуючою рослинністю, мікробіотою ґрунту і її тваринною складовою, листогризучими комахами та ентомофагами і хворобами комах-шкідників не відрегульовані. Механізм саморегуляції, характерний для природних дібров, в штучних дубових насадженнях складається поступово і починає ефективно діяти тільки через багато років. Тому будь яке порушення в системі природна популяція дуба – середовище має тенденцію до саморегуляції, а в штучних, особливо молодих насадженнях дуба – до подальшого руйнування рівноваги. Водночас фенотипові відмінності між індивідуумами, які не виявляються в оптимальних умовах існування, проявляються в пессимальних. В екстремальних умовах збільшується фенотипова диференціація генотипів, чіткіше проявляються відмінності в пристосованості та підвищується ефективність штучного добору [7]. Онтогенетична адаптація в таких умовах є більш вираженою, антропогенний пресинг підсилює дію штучного відбору, що дає змогу виявляти генетично жорстко детерміновані морфи дуба [11], які так важливі для селекції і насадництва.

На шляху відновлення дуба природним шляхом, насінневим або порослевим, багато перепон і одна з головних – заміна дуба іншими деревними породами. Найбільш агресивними за відношенням щодо сіянців дуба є береза (*Betula pendula* Roth) і осика (*Populus tremula* L.), сусідство з цими породами часто унеможлиблює ріст саджанців дуба [9]. В той же час, сумісне зростання сіянців дуба звичайного з сіянцями липи дрібнолистої (*Tilia cordata* Mill.), клена гостролистого (*Acer platanoides* L.) сприяє росту сіянців дуба [8]. Причина такого впливу, особливо з урахуванням різних феноформ і екотипів дуба звичайного та специфіки едафічних умов їх зростання, поки що вивчена недостатньо. Попередніми дослідженнями, проведеними в парку "Олександрія", встановлено, що однією з причин впливу супутніх порід на самовідновлення дуба є алелопатія [17]. Кореневі виділення та листяний опад липи і клена сприяють росту сіянців дуба, нейтралізуючи крім того токсичну дію кореневих виділень дуба на власні сіянці, а осики, берези та дуба – пригнічують їх ріст. Ці дані в основному узгоджуються з результатами досліджень ГГ. Бара-

нецького [1]. Токсичність кореневих виділень дуба на власні проростки є, на нашу думку, адаптивним пристосуванням даного виду, яке, утруднюючи проростання в першу чергу пошкоджених шкідниками, ослаблених хворобами жолудів, виконує роль регулюючого відбору. Враховуючи нагромадження під старовіковим дубовим деревостаном значної кількості шкідників та патогенних мікроорганізмів, які, завдяки значно вищому коефіцієнту розмноження, внутрішньовидовій мінливості та пристосованості до рослини господаря, становлять загрозу для популяцій дуба, алелопатичне пригнічення проростків дуба сприяє суцесійній заміні ослаблених фітоценозів за участю дуба і ліквідацію таким чином патологічної небезпеки для даного виду.

Відомо [11], що існують відмінності в режимах освітлення та мінерального живлення, які також впливають на ріст і життєздатність сіянців дуба. Так, самосів пізньої феноформи дуба звичайного за нашими спостереженнями є більш тіневитривалим. Рослини цієї феноформи в умовах дендропарку успішно зростають під пологом змішаного деревостану з повнотою крон 0,8-0,9 за участю дуба звичайного, клена гостролистого, липи серцелистої, ясена звичайного. У віці 18-20 років під пологом дерев дуби досягли висоти 2,6–3,2 м і товщини стовбура 4-6 см. В цих же умовах самосів ранньої феноформи не перевищував висоту 1.6-2,4 м.

Реалізація адаптивних реакцій пов'язана з енергетичними затратами, тому еволюційний розвиток рослин завжди спрямований на мінімізацію енергозатрат. Невідповідність чинників зовнішнього середовища функціональним адаптивним можливостям рослин веде до надлишкових витрат енергії. Чим сильніше напруженість чинників середовища виходить за межі норми реакції, чим більше варіюють умови зовнішнього середовища, тим частіше рослина вимушена адаптуватись функціонально, а нерідко зі структурною перебудовою, що вимагає додаткових затрат енергії та пластичних речовин[4]. В процесі еволюційного відбору закріплювались ті адаптаційні форми мінливості, які при рівних умовах давали змогу рослинам дуба звичайного витратити менше енергії і зберегти стабільність та самовідтворення популяції в різних екологічних і едафічних умовах в межах існування ареалу даного виду.

Література

1. Баранецький Г.Г. Алелопатические свойства основных лесообразующих пород: Дис. д-ра биол. наук – Львов, 1981. – 298 с.
2. Білоус В.І. Селекція та насінництво дуба. Черкаси: НДІТЕХ ІМ, 1994. – 267 с.
3. Гайда Ю.И. Географические и эдафические культуры дуба черешчатого на Украине/ Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. – Харьков. – 1989. – 24 с.
4. Гродзінський Д.М., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Черевченко Т.М. та ін. Проблеми збереження та відновлення біорізноманіття в Україні. – К.: Академперіодика. – 2001. – 105 с.
5. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений. (Адаптация, рекомбинация, агробиоценоз). – Кишенёв: Штиинца, 1980. – 587 с.
6. Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений (экологические основы). – Кишенёв: Штиинца. – 1988. – 767 с.
7. Кожевников П.П. Екологічний нарис дубових лісів Лівобережного лісостепу УРСР.// Труды інст. ботаніки, II. – Харків. – 1937. – С. 27-43.
8. Креславский К.В. Новый взгляд на адаптивную природу. Концепция псевдо-нейтральной мутации// Ж-л Общ. биол. 1993, т.54. № 6. – С. 645-658.
9. Лосицкий К.Б. Продуктивность, воспроизводство и жизнестойкость дубовых лесов по зонам СССР// Дубравы и повышение их продуктивности. – М.: Колос, 1981. – С. 13-36.

10. Молотков Г.И., Давыдова Н.И., Патлай И.Н. Основные направления селекции и семеноводства дуба на Украине// Дубравы и повышение их продуктивности. – М.: Колос, 1981. – С. 58-67.

11. Патлай И.Н. Селекционно-экологические основы семеноводства и выращивания высокопродуктивных культур сосны обыкновенной, дуба черешчатого, ясеня обыкновенного в равнинной части Украинской ССР: Дис. ... д-ра с.-х. наук, Харьков. – 1984. – 586 с.

12. Петров В.Г. Устойчивость лесных экосистем к антропогенному воздействию.// Проблемы устойчивости биологических систем – Харьков, 1990. – С. 320-321.

13. Пятницкий С.С., Коваленко М.П., Лохматов Н.А. и др. Вегетативный лес. – М.: Сельхозиздат, 1963. – 448 с.

14. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высш. шк., 1962. – 377 с.

15. Харитонович Ф.Н. Биология и экология лесных пород. – М.: Лесн. пром-сть, 1968. – 304 с.

16. Шишкин М.А. Фенотипические реакции и эволюционный процесс (Ещё раз об эволюционной роли модификаций)// Экология и эволюционная теория – М.: Наука, 1984. – С. 1196-216 с.

17. Научные основы сохранения и восстановления дубравы и других парковых ландшафтов дендрозаповедника "Александрия" АН УССР (заключительный отчёт 1974–1978 гг.) Тема № 2.25.2.7 Киев – Белая Церковь. – 1978. – 123 с.

УДК 630*2:631.6 (477.87)

Аспір. В.М. Худинець – Уманський державний аграрний університет

ОСОБЛИВОСТІ ЛАНДШАФТНОЇ СТРУКТУРИ ПАРКУ "СИНЕВИР"

Досліджено структуру гірських ландшафтів. Встановлено межі розподілу території парку за категоріями переважаючих ландшафтів та їх рослинність.

Ключові слова: ландшафт, рослинність, урочище, категорії.

Doctorate V.M. Khudynets – Uman' State Agrarian University

Peculiari ties of landscape structure of "Synevyr" park

Structure of mountain landscapes is studied. Boundaries between the parts of the park varying according to the categories of dominating landscapes and character of plants are established.

Keywords: landscape, plants, categories, natural boundary.

Національний природний парк "Синевир" розташований на території Міжгірського адміністративного району Закарпатської області. За геологоморфологічним районуванням Карпат – входить до середньовисотних хребтів і гірських груп Приводороздільних Горган Водороздільно-Верховинської області [2, 7, 8].

Ландшафтні чи природно-територіальні комплекси є закономірно побудованими системами взаємодіючих компонентів літогенної основи (земної кори з її відкладами, рельєфом і тектонічними рухами), атмосфери (повітряні маси), гідросфери (наземні та підземні водяні маси) і біосфери (тваринні та рослинні угруповання). При цьому визначальна роль у диференціації ландшафтних єдностей належить геолого-геоморфологічній основі [6]. Сьогодні усе більшого значення набуває господарська діяльність і вплив стихійних явищ природи (лавини, повені, вітровали) як взаємодіючий чинник зміни природних компонентів. Тому вивчення структури ландшафтів у наш час є актуальним як у теоретичному, так і практичному плані.

Мета дослідження – вивчити природно-територіальні комплекси і встановити джерела впливу, що призводить до трансформації ландшафтів.