



Наукові праці Лісівничої академії наук України
Proceedings of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine

<http://fasu.nltu.edu.ua>
<https://doi.org/10.15421/412507>
Article received 2024.10.29
Article revised 2024.11.18
Article accepted 2025.05.12
Article published 2025.08.29

ISSN 1991-606X print
ISSN 2616-5015 online
@ ✉ Correspondence author
Vasyl Pavliuk
pww1960@i.ua

103 General Chuprynka st., Lviv, 79057, Ukraine

УДК 630*165:581.1(477.42)

Морфофізіологічні особливості функціонування підліскових видів у соснових лісостанах Шепетівського Полісся

А. В. Сасюк¹, В. К. Заїка², В. В. Павлюк³

Досліджено морфометричні показники листяного апарату та біосинтез пластидних пігментів підлісковими видами, які ростуть під наметом 56-90-річних соснових деревостанів Шепетівського Полісся. Частка сосни в складі дослідних деревостанів становить 9-10 одиниць. У лісостанах загалом трапляється 10 підліскових видів, серед яких найбільше поширені горобина звичайна, крушина ламка і ліщина звичайна. Меншою мірою трапляються терен колючий, калина звичайна, барбарис звичайний, черемха пізня, бузина червона, бруслина європейська і глід колючий. На переважній кількості ділянок підлісок розташований рівномірно, а на окремих – куртинами. Його загальна кількість коливається в межах 13,67-76,67 тис. шт./га і не залежить від типу лісу чи лісорослинних умов. Серед дослідних видів переважання великого за розмірами підліску характерно для ліщини звичайної, горобини звичайної та барбарису звичайного.

За результатами досліджень морфометричних показників листків підліскових видів встановлено, що варіювання їхньої довжини і ширини переважно становить в межах 10-30, а площі поверхні – 30-50%. У горобини коефіцієнт кореляції між повнотою деревостанів і площею листків є зворотнім і помірним ($r = -0,48$), у ліщини ($r = -0,09$) і крушини ($r = -0,17$) – зворотнім і слабким. Зі збільшенням абсолютної повноти деревостанів від 29,8 до 38,6 м²/га найбільш значимо зменшується площа листків у горобини і значно меншою мірою реагують розміри листової пластинки на умови середовища у крушини і ліщини.

Встановлено пластичність підліскових видів у біосинтезі пластидних пігментів стосовно умов середовища. Розмах мінливості вмісту хлорофілів у крушини на різних ділянках становить 1,62, каротиноїдів – 1,51, у ліщини – 1,99 і 1,98, у горобини – 1,96 і 1,91 та барбарису – 1,31 і 1,65 рази. У крушини ламкої коефіцієнт кореляції між повнотою деревостанів та вмістом зелених і жовтих пігментів становить 0,59-0,98. У ліщини звичайної встановлено зниження біосинтезу хлорофілу *a* ($r = -0,41$) із збільшенням повноти деревостанів і зростання концентрації хлорофілу *b* ($r = 0,47$) і каротиноїдів ($r = 0,91$). Найменші зміни в біосинтезі зелених і жовтих пігментів виявлено у горобини звичайної.

Ключові слова: підлісок; трапляння підліскових видів; лісостан; деревостан; хлорофіли; каротиноїди; пластидні пігменти; зелені пігменти; жовті пігменти; морфометричні показники листків.

¹ Сасюк Андрій Володимирович – директор. Національний природний парк «Мале Полісся», вул. Михельська, 32, м. Ізяслав Хмельницької обл., 30300, Україна. E-mail: malepolisja@ukr.net ORCID: <http://orcid.org/0009-0002-6933-516X>

² Заїка Володимир Костянтинович – академік Лісівничої академії наук України, доктор біологічних наук, професор кафедри лісового і аграрного менеджменту. Карпатський національний університет ім. Василя Стефаника, вул. Шевченка, 57, м. Івано-Франківськ, 76018, Україна. E-mail: vkzaika@ukr.net ORCID: <http://orcid.org/0009-0007-6641-8847>

³ Павлюк Василь Васильович – член-кореспондент Лісівничої академії наук України, кандидат сільськогосподарських наук, доцент кафедри лісівництва. Національний лісотехнічний університет України, вул. Генерала Чупринки, 103, м. Львів, 79057, Україна. E-mail: pww1960@i.ua ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-0992-7550>

Вступ (Introduction).

Ліс – це динамічне угруповання різних організмів, склад яких у процесі його формування змінюється. Одні види в лісостанах пристосовуються до змінних умов середовища та успішно розвиваються, інші – не витримують конкурентної боротьби і випадають зі складу лісостану. Усі складові компоненти лісу є необхідними, яку б роль вони не виконували. Серед цих складових одним із найменш вивчених компонентів лісу щодо його значення для росту деревостанів є підлісок. Його формування значною мірою залежить від лісорослинних умов та лісівничо-таксаційних показників деревостанів, адже добре сформований лісовий намет може пропускати менше 1% сонячної енергії (Chazdon, & Pearcy, 1991).

На поширення підліскових видів та формування підліску в лісостанах істотно впливає материнський деревостан, а особливо – кількість світла, яка проникає через лісовий намет (Бондаренко, 1998, 2011, 2011a, 2013; Бондаренко, Музика, 2010, 2010a; Zaika, & Bondarenko, 2018, Козловський, Бондаренко, 2013). Інтенсивність світла є одним із основних чинників, який впливає на ріст, розвиток і життєдіяльність піднаметової лісової рослинності (Majasalmi & Rautiainen, 2020).

Існують різні погляди щодо значення підліску в лісостанах різних лісорослинних умов (Deng, et al., 2023). І тут важливе значення має видовий склад деревостанів. На нашу думку (Сасюк, Заїка, Павлюк, 2022; Сасюк та ін., 2022) роль підліску істотно посилюється у чистих хвойних деревостанах, де формується груба лісова підстилка з переважанням хвої в її складі. У такій лісовій підстилці формується кисле середовище, яке є переважно несприятливим для розвитку сапротрофних мікроорганізмів, які безпосередньо беруть участь у процесах її гуміфікації і мінералізації. Опад підліскових видів у таких деревостанах покращує умови для поширення і функціонування сапротрофних мікроорганізмів і певною мірою заміщає відсутність листяних деревних видів. Грунтовні дослідження в цьому напрямі були проведені П. С. Погребняком (1993). Він досліджував актуальну реакцію фільтратів з опадів 31-го деревного і кущового видів у в різні періоди сезонного розвитку. За отриманими результатами П. С. Погребняк розділив види на три групи – підкислювачі (ацидофікатори), підлугувувачі (алкалізатори) і нейтральні. До алкалізаторів ним віднесено низку підліскових видів – бузину чорну, бруслину європейську, бруслину бородавчасту і глід колючий.

У процесі формування лісостанів між його компонентами складаються непрості взаємозв'язки. Реакцією підліскових видів на динамічні зміни умов піднаметового середовища є морфофізіологічні пристосування, які забезпечують проходження процесів життєдіяльності на достатньому рівні. Дослідження адаптивних реакцій підліскових видів на умови середовища і, зокрема, на умови світло-

вого режиму дає змогу виявити їхні індивідуальні видові особливості щодо здатності до поширення і виживання в умовах лісових фітоценозів. Такі дослідження є актуальними, оскільки дають не тільки теоретичні уявлення щодо механізмів пристосування підліскових видів до умов піднаметового середовища деревостанів, але й мають практичне значення щодо їх використання у лісових фітоценозах з різним світловим режимом.

Мета дослідження – встановити розмах морфофізіологічної реакції підліскових видів під наметом 56-90-річних соснових деревостанів в умовах свіжих і вологих сугрудів та суборів Шепетівського Полісся.

Об'єкти та методика дослідження (Objects and methods).

Об'єкт дослідження – морфофізіологічні особливості функціонування підліскових видів у соснових лісостанах Шепетівського Полісся. *Предмет дослідження* – вплив материнських деревостанів на формування підлісковими видами листяного апарату та біосинтез пластидних пігментів.

Шепетівське Полісся як геоморфологічний округ займає східну частину Малого Полісся і розташоване на території Шепетівського, Ізяславського та Славутського адміністративних районів Хмельницької області (Природа Хмельницької області, 1980; Цись, 1962). В основі цього округу лежить Шепетівський тектонічний блок, який охоплює крайню північну частину області і з півдня обмежений Шепетівським уступом по лінії сіл Кунів – Плужне до міст Ізяслав – Шепетівка – Полонне. Для округу властивий поліський тип ландшафту, що характеризується низкою специфічних ознак (Маринич, Пашенко & Шищенко, 1985). Насамперед, в межах округу переважають рівнинні форми рельєфу з незначним і неглибоким його розчленуванням (практично без ярів і балок). Окрім того, рівнинний характер поверхні ускладнює стікання природних вод, погіршує її дренажність, що спричинює надмірне локальне зволоження території, особливо у пониженнях. Поширення піщаних пухких наносів переважно водного походження зумовлює формування специфічного ландшафту з перевагою соснових лісів і боліт. Специфіка округу полягає також в особливих кліматичних умовах території, які формується за найнижчих, в середньому на 30 м, абсолютних висот (220-240 м), обширних масивів лісів і боліт, значної втрати частини тепла, що витрачається на випаровування перезволожених територій.

Такі природні особливості зменшують суму активних температур у регіоні, що є причиною виникнення тривалих затяжних весен. Осадкові породи крейдового та неогенового періодів, вкриті зверху піщаними і супіщаними відкладами, створюють передумови для активного поширення широкого спектру переважно оліготрофної та мезотрофної деревної рослинності (Маринич, Шищенко, 2005).

Морфофізіологічні дослідження підліску здійснювали в 56-90-річних соснових деревостанах Шепетівського Полісся, які ростуть в умовах свіжих і вологих сугрудів та суборів філії «Ізяславське ЛГ», «Славутське ЛГ» і «Шепетівське ЛГ» (табл. 1).

Частка сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.) у складі дослідних деревостанів становить 9-10 одиниць. У складі окремих з них близько 10% посідають дуб звичайний (*Quercus robur* L.) або береза повисла (*Betula pendula* Roth), а такі деревні види як клен гостролистий (*Acer pseudoplatanus* L.), в'яз голий (*Ulmus glabra* Huds.), граб звичайний (*Carpinus betulus* L.), ясен звичайний (*Fraxinus excelsior* L.), клен ясенелистий (*Acer negundo* L.), ялина

європейська (*Picea abies* (L.) Karst.), липа серцелиста (*Tilia cordata* Mill.), яблуня лісова (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) та вільха чорна (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) виступають у ролі домішки. Сосна звичайна у цих деревостанах росте за I-I^a класами бонітету, абсолютна повнота становить 29,8-38,6 м²/га. Запас стовбурової деревини порівняно високий – 326-481 м³/га (Сасюк та ін., 2022).

З метою дослідження морфометричних показників листків і вмісту пластидних пігментів у найбільш поширених під наметом деревостанів видів підліску, відбирали по 25-30 листочків підліскового виду з верхньої частини крони. Листки відбирали з 8-10 рослин кожного досліджуваного деревного виду.

Таблиця 1. Лісівничо-таксаційні показники соснових деревостанів

Table 1. Forest-mensuration indicators of pine stands

№ ПП	Склад деревостану	Індекс типу лісу	А, років	D, см	H, м	Бонітет	G, м ² /га	M, м ³ /га
1	10Сз + Дз, Ялє, Гз, Бп	С ₂ -Г-ДС	65	29,6	25,5	I ^a	38,6	480
2	10Сз + Дз, Клг, Вzg, Гз, Ясз, Кляс	С ₂ -Г-ДС	65	33,8	25,7	I ^a	35,6	436
3	10Сз + Бп	С ₂ -Г-ДС	75	31,3	25,2	I	30,3	376
4	9Сз1Дз + Лпс, Вzg, Ялє, Клг, Гз	С ₃ -Г-ДС	71	30,8	26,1	I ^a	36,8	464
5	10Сз	С ₂ -Г-ДС	63	31,8	26,0	I ^a	32,2	414
6	10Сз + Дз, Бп, Гз	С ₂ -Г-ДС	58	26,9	23,3	I ^a	38,4	452
7	10Сз	С ₂ -Г-ДС	73	34,3	25,5	I	38,2	481
8	9Сз1Бп + Дз	В ₃ -ДС	80	29,1	25,2	I ^a	29,8	388
9	9Сз1Дз + Бп, Ябл	С ₂ -Г-ДС	68	34,7	28,1	I ^a	34,9	469
10	10Сз + Дз, Гз	С ₂ -Г-ДС	59	26,0	21,2	I	30,4	328
11	10Сз + Дз, Бп, Ябл	В ₂ -ДС	81	30,3	24,3	I	34,6	419
12	10Сз + Дз, Бп	В ₂ -ДС	56	21,2	18,8	I	32,5	326
13	9Сз1Дз + Ялє, Гз	С ₂ -Г-ДС	63	25,9	21,4	I	35,9	386
14	10Сз + Бп, Вхч	С ₂ -Г-ДС	90	38,0	28,9	I ^a	33,9	473
15	10Сз + Дз, Бп	В ₃ -ДС	81	30,1	24,5	I	35,2	429

Примітка. Сз – сосна звичайна, Дз – дуб звичайний, Клг – клен гостролистий Вzg – в'яз голий, Гз – граб звичайний, Ясз – ясен звичайний, Кляс – клен ясенелистий, Ялє – ялина європейська, Бп – береза повисла, Лпс – липа серцелиста, Ябл – яблуня лісова, Вхч – вільха чорна.

Вимірювали довжину, ширину та площу листових пластинок. Для визначення площі листочків їх контури переносили на папір, вирізали і зважували з точністю до 0,001 г. Площу листків знаходили за відношенням маси вирізаних з паперу листочків до маси відомої площі паперу.

Вміст пластидних пігментів визначили за однією із загальноприйнятих методик (Казаков, 2000). Для цього 70-100 мг подрібнених листків розтирали

до однорідної маси і екстрагували 96% етанолом. Екстракт фільтрували через фільтр Шотта. Оптичну густину розчинів визначали на спектрофотометрі ULAB 102UV за довжини хвилі 440,5, 649 і 665 нм. Концентрацію хлорофілів (С) розраховували за формулами Вернона: $C_a = 13,70 \times D_{665} - 5,76 \times D_{649}$ (мг/л), $C_b = 23,80 \times D_{649} - 7,60 \times D_{665}$ (мг/л), а каротиноїдів – за формулою Веттштейна: $C_{кар.} = 4,695 \times D_{440.5} - 0,268 \times (C_a + C_b)$, мг/л. Вміст

пигментів (А) розраховували на абсолютно суху масу за формулою:

$$A = \frac{C \times V}{P \times 1000} \times K$$

де: А – вміст пигментів, мг/г абсолютно сухої маси; V – об'єм витяжки пигментів, мл; Р – наважка рослинного матеріалу, г; С – концентрація пигментів, мг/л; К – коефіцієнт усихання листків.

Результати (Results).

Під наметом деревостанів виявлено десять підліскових видів, серед яких горобина звичайна (*Sor-*

bus aucuparia L.) трапляється на всіх площах, крушина ламка (*Frangula alnus* Mill.) – на 92,9% і ліщина звичайна (*Corylus avellana* L.) – на 78,6% дослідних ділянок. Меншою мірою трапляються терен колючий (*Prunus spinosa* L.), калина звичайна (*Viburnum opulus* L.), барбарис звичайний (*Berberis vulgaris* L.), черемха пізня (*Prunus serotina* Ehrh.), бузина червона (*Sambucus racemosa* L.), бруслина європейська (*Euonymus europaeus* L.) і глід колючий (*Crataegus oxyacantha* L.). На переважній кількості ділянок підлісок розміщений рівномірно (рис. 1а), а на окремих з них – куртинами (рис. 1б).



а)



б)

Рис. 1. Фрагменти соснових деревостанів з переважанням у складі підліску *Sorbus aucuparia* L. (а) і *Berberis vulgaris* L. (б)

Fig. 1. Fragments of pine stands with an understorey dominated by *Sorbus aucuparia* L. (a) and *Berberis vulgaris* L. (b)

За попередніми нашими даними (Сасюк та ін., 2022), загальна кількість підліскових видів у дослідних лісових фітоценозах змінюється в межах 13,67-76,67 тис. шт./га і не залежить від типу лісу чи лісорослинних умов. Під наметом деревостанів трапляється від 2-3 до 4-7 підліскових видів.

Важливим показником поширення підліскових видів у деревостанах є їхнє трапляння. Його значення на переважній кількості дослідних ділянок становить більше 80%. Високими показниками трапляння характеризуються горобина звичайна, крушина ламка і ліщина звичайна, а в окремих деревостанах – бруслина європейська і барбарис звичайний. Ступінь впливу підліску на деревостани і фітоценотичні умови під наметом лісу зале-

жить не лише від його кількості, але й від біометричних показників і здатності формувати зімкнутий намет. Результати досліджень біометричних показників підліскових видів наведено в табл. 2.

За результатами досліджень, підліскові види характеризуються значною видовою диференціацією біометричних показників. Найбільшої висоти і діаметра в деревостанах досягають *Corylus avellana*, *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus* і *Berberis vulgaris*. Так, середня висота екземплярів ліщини у різних деревостанах змінюється в межах 58-403 см, горобини – 55-263 см, крушини – 51-225 см і барбариса – 50-207 см. Значної середньої висоти у цих умовах також досягає *Sambucus racemosa* (43-210 см) і *Prunus serotina* (125-170 см).

Таблиця 2. Біометричні показники підліскових видів

Table 2. Biometric indicators of the understorey species

Індекс виду	Висота, см			Розподіл за висотою, %			Діаметр, мм		
	середня	min	max	до 50 см	51-150	> 150	середній	min	max
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Пробна площа 1									
Грбз	119	10	460	38,3	20,6	41,1	7,6	2	24
Кршл	120	10	402	25,8	28,2	46,0	8,4	2	32
Лщз	298	102	450	–	10,0	90,0	19,8	8	42

Продовж. табл. 2
Continuation of Table 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Пробна площа 2									
Брсє	26	5	110	85,7	9,5	4,8	3,2	2	8
Бузч	55	11	101	50,0	50,0	0,0	4,8	2	8
Глдк	60	5	170	62,5	18,8	18,8	5,5	3	12
Грбз	168	10	460	25,0	25,0	50,0	12,2	4	33
Лщз	260	10	650	23,8	14,3	61,9	18,4	2	88
Пробна площа 3									
Грбз	194	15	500	10,2	19,4	70,4	12,7	3,2	30,4
Кршл	65	8	230	50,0	22,2	27,8	6,3	2,1	19,5
Лщз	83	60	110	–	75,0	25,0	6,9	4,2	10,0
Пробна площа 4									
Брсє	13	4	25	100,0	0,0	0,0	2,8	2,0	3,8
Бузч	43	4	210	75,0	12,5	12,5	5,5	2,2	25,8
Грбз	133	60	195	–	50,0	50,0	11,5	7,3	20,8
Кршл	225	16	350	33,3	0,0	66,7	19,6	3,8	36,7
Лщз	403	30	1000	13,3	4,0	82,7	27,2	3,5	81,4
Пробна площа 5									
Брбз	184	30	400	21,1	15,8	63,1	11,6	2,5	25,0
Бузч	103	15	180	11,5	46,2	42,3	9,2	4,9	13,7
Грбз	55	32	80	50,0	50,0	0,0	7,2	4,3	11,4
Глдк	55	41	70	50,0	50,0	0,0	6,6	4,3	8,8
Клнз	195	43	350	50,0	–	50,0	20,1	8,2	32,0
Кршл	51	8	200	68,8	25,0	6,3	6,5	2,0	16,6
Лщз	58	45	70	50,0	50,0	0,0	6,3	5,0	7,6
Пробна площа 6									
Брбз	207	172	251	–	–	100,0	13,7	10,1	20,2
Бузч	118	11	382	28,6	14,3	57,1	8,3	3,6	12,9
Грбз	161	12	398	31,3	6,3	62,5	14,2	2,2	34,2
Глдк	88	21	374	71,4	14,3	14,3	7,0	3,2	23,8
Кршл	69	5	180	50,0	28,6	21,4	5,5	2,0	14,8
Лщз	189	15	521	23,1	15,4	61,5	14,0	3,2	38,4
Пробна площа 7									
Брбз	165	51	253	16,7	–	83,3	10,4	6,0	15,2
Грбз	263	62	450	–	16,7	83,3	15,9	6,0	29,0
Клнз	35	31	43	100,0	0,0	0,0	5,0	4,1	6,2
Кршл	63	15	110	50,0	0,0	50,0	6,0	2,0	10,0
Трнк	160	–	–	–	–	100,0	13,6	–	–
Пробна площа 8									
Грбз	137	11	430	21,5	26,2	52,3	9,8	2,0	34,6
Кршл	175	141	210	–	–	100,0	9,7	8,8	10,6
Пробна площа 9									
Брбз	50	–	–	100,0	–	–	2,6	–	–
Глдк	51	22	100	71,4	28,6	–	4,4	2,8	7,3
Грбз	121	25	570	26,3	31,3	42,4	8,8	2,0	57,6
Кршл	90	26	190	40,0	30,0	30,0	6,0	2,8	13,4
Лщз	238	28	750	8,4	16,8	74,8	17,0	3,0	65,8
Чрмп	142	50	262	16,7	16,7	66,7	10,5	4,0	15,9

Продовж. табл. 2
Continuation of Table 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Пробна площа 10									
Брсє	79	16	215	56,2	13,7	30,1	7,5	2,0	21,2
Бузч	49	25	110	83,3	0,0	16,7	5,0	3,3	8,3
Грбз	194	26	600	8,0	36,0	56,0	13,0	2,3	48,0
Кршл	52	11	204	70,7	13,3	16,0	4,2	2,0	19,8
Лщз	303	100	550	–	3,8	96,2	21,0	2,0	51,0
Пробна площа 11									
Грбз	130	32	294	27,5	20,0	52,5	10,2	2,8	27,9
Кршл	150	–	–	–	–	100,0	10,4	–	–
Пробна площа 12									
Грбз	120	21	293	38,5	–	61,5	8,4	2,0	19,5
Кршл	66	12	241	55,4	26,6	18,1	5,2	2,2	32,0
Чрмп	170	–	–	–	–	100,0	23,0	–	–
Пробна площа 13									
Грбз	82	5	202	35,3	35,3	29,4	6,9	2,0	18,2
Кршл	77	11	352	46,9	35,4	17,7	6,4	2,0	20,7
Лщз	76	251	500	–	–	100,0	25,5	18,0	30,0
Пробна площа 14									
Бузч	210	150	252	–	–	100,0	21,8	13,8	27,3
Грбз	154	21	400	21,2	24,2	54,5	12,4	2,9	40,3
Кршл	112	5	300	30,6	27,8	41,7	8,0	2,5	30,1
Чрмп	125	15	700	25,8	38,7	35,5	13,6	2,2	93,0

Примітка. Брбз – барбарис звичайний, Брсє – бруслина європейська, Бузч – бузина червона, Глдк – глід колючий, Грбз – горобина звичайна, Клнз – калина звичайна, Кршл – крушина ламка, Лщз – ліщина звичайна, Трнк – терен колючий, Чрмп – черемха пізня.

У межах дослідних ділянок встановлена значна внутривидова мінливість підліскових видів за висотою, яка змінюється від 4-10 см до 5-10 м (див. табл. 1). У зв'язку з цим, здійснено поділ екземплярів підліскових видів на групи висот, у межах яких нами виділено дрібний (висота до 50 см), середній (51-150 см) і великий (більше 150 см) підлісок. Серед дослідних видів переважанням великого підліску виділяється ліщина, горобина і барбарис, частка якого, відповідно, становить 61,5-100, 50,0-83,3 і 63,1-100%. Підлісок з дрібними і середніми екземплярами ліщини і горобини представлений лише у деревостані на ПП №5, а барбарису – на ділянці №9. *Frangula alnus* також сформувала значну кількість великого підліску у деревостанах на пробних площах № 1, 4, 7, 8 і 14, а *Sambucus racemosa* – на ПП № 5, 6 і 14.

Результати досліджень морфометричних показників листків показали, що їх довжина у крушини становить 72,1-78,4 мм, ширина – 37,7-42,1 мм і площа – 19,1-24,4 см² (табл. 3). У горобини ці показники, відповідно, змінюються в межах 39,4-52,4 мм, 14,1-20,8 мм і 3,9-7,0 см², у ліщини – 85,1-103,9 мм, 65,0-83,3 мм і 39,5-63,3 см² та у барбарису – 37,4-40,8 мм, 19,3-21,1 мм і 5,1-6,2 см².

Варіабельність довжини і ширини листків підліскових видів у деревостанах переважно змінюється в межах 10-30% (див. табл. 3). Мінливість площі поверхні листків виявилась значно вищою і становить 30-50%. Вплив деревного соснового намету на біометричні показники листків встановлювали шляхом вивчення кореляції їхньої площі з абсолютною повнотою деревостанів. У різних підліскових видів його показники виявилися неоднаковими. Так, у *Sorbus aucuparia* коефіцієнт кореляції між повнотою деревостанів і площею листків є зворотнім і помірним ($r = -0,48$); зворотнім і слабким – у *Corylus avellana* ($r = -0,09$) та *Frangula alnus* ($r = -0,17$). Отримані результати підтверджують, що зі збільшенням абсолютної повноти деревостанів у межах 29,8-38,6 м²/га найбільш значимо зменшується площа листків у горобини і значно меншою мірою змінюються розміри листової пластинки, у зв'язку з інтенсивністю освітлення, у крушини і ліщини.

Ще одним механізмом виживання рослин під наметом лісу в умовах недостатньої освітленості є зміни у біосинтезі пластидних пігментів. Зазвичай рослини для поглинання достатньої кількості сонячного світла нагромаджують більшу кількість пластидних пігментів.

Таблиця 3. Морфометричні показники листків підліскових видів
Table 3. Morphometric indicators of leaves of the understorey species

№ ПП	Підлісковий деревний вид	Показники					
		довжина, мм		ширина, мм		площа, см ²	
		M±m	V, %	M±m	V, %	M±m	V, %
1	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	46,1±2,2	19,4	16,1±0,6	16,5	5,5±0,5	35,4
	<i>Frangula alnus</i> Mill.	78,4±3,9	19,4	42,1±2,3	20,7	24,4±2,3	40,4
2	<i>Corylus avellana</i> L.	85,1±4,7	22,6	65,0±3,6	23,1	39,5±3,7	39,0
3	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	47,9±2,0	20,5	16,3±0,6	17,4	5,5±0,5	42,3
4	<i>Corylus avellana</i> L.	103,9±4,5	16,0	83,3±3,7	16,4	63,3±4,6	27,1
5	<i>Berberis vulgaris</i> L.	37,4±1,3	13,9	19,3±0,5	10,3	5,1±0,2	17,0
6	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	40,2±1,5	18,6	15,5±0,5	15,8	4,5±0,3	33,1
	<i>Corylus avellana</i> L.	89,8±5,3	21,2	75,5±5,1	24,2	49,2±6,4	46,6
7	<i>Berberis vulgaris</i> L.	40,8±2,3	27,8	21,1±1,1	26,3	6,2±0,6	49,3
	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	39,4±1,5	18,9	14,1±0,6	22,2	3,9±0,3	38,8
	<i>Frangula alnus</i> Mill.	72,1±3,7	22,1	37,7±1,9	22,1	19,1±1,9	44,5
8	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	45,5±1,2	13,5	16,9±0,4	13,6	5,5±0,3	28,6
9	<i>Corylus avellana</i> L.	101,8±4,7	17,2	82,5±4,9	22,4	61,1±5,4	32,8
10	<i>Euonymus europaeus</i> L.	49,7±3,0	28,4	24,4±1,4	27,0	8,2±1,0	55,1
11	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	43,2±2,2	21,3	14,3±0,8	24,2	5,0±0,6	45,5
12	<i>Frangula alnus</i> Mill.	77,4±2,8	15,6	41,9±1,4	15,0	22,8±1,4	27,7
13	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	38,8±1,9	22,4	15,7±0,7	20,2	4,7±0,4	39,1
	<i>Frangula alnus</i> Mill.	72,9±3,4	20,6	38,7±1,4	16,2	20,7±1,6	35,5
14	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	52,4±2,9	19,4	20,8±2,2	36,9	7,0±0,7	36,4
	<i>Frangula alnus</i> Mill.	75,7±3,2	14,7	39,2±2,3	20,3	22,4±2,0	30,3
	<i>Prunus serotina</i> Ehrh.	100,9±2,9	10,3	37,5±1,3	12,5	26,3±1,1	15,6

Таблиця 4. Вміст пластидних пігментів у підліскових видів на дослідних ділянках соснових
деревостанів Шепетівського Полісся

Table 4. Content of plastid pigments in understorey species in experimental plots of pine stands
in Shepetivka Polissia

№ ПП	Підлісковий деревний вид	Хлорофіли			Каротиноїди	Відношення	
		a	b	a+b	c	a/b	(a+b)/c
1	2	3	4	5	6	7	8
1	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	4,008	1,727	5,735	1,024	2,32	5,60
	<i>Frangula alnus</i> Mill.	9,829	4,351	14,180	2,706	2,26	5,24
2	<i>Corylus avellana</i> L.	6,288	5,618	11,906	1,538	1,12	9,68
3	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	3,665	2,929	6,593	1,454	1,25	4,54
4	<i>Corylus avellana</i> L.	10,476	5,093	15,569	2,670	2,06	5,83
5	<i>Berberis vulgaris</i> L.	6,847	3,226	10,073	1,363	2,12	7,39

Продовж. табл. 4
Continuation of Table 4

1	2	3	4	5	6	7	8
6	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	6,396	2,956	9,352	1,440	2,16	6,49
	<i>Corylus avellana</i> L.	5,340	2,491	7,831	1,355	2,14	5,78
7	<i>Berberis vulgaris</i> L.	5,231	2,450	7,681	0,827	2,14	9,29
	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	5,542	2,423	7,965	1,437	2,29	5,54
	<i>Frangula alnus</i> Mill.	9,539	4,214	13,753	2,593	2,26	5,30
8	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	4,289	1,821	6,110	1,164	2,35	5,25
9	<i>Corylus avellana</i> L.	9,038	4,308	13,346	2,314	2,10	5,77
10	<i>Euonymus europaeus</i> L.	6,979	3,415	10,394	1,907	2,04	5,45
11	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	5,364	2,332	7,696	1,405	2,30	5,48
12	<i>Frangula alnus</i> Mill.	6,123	2,633	8,756	1,741	2,33	5,03
13	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	4,166	1,797	5,963	1,123	2,32	5,31
	<i>Frangula alnus</i> Mill.	6,893	2,959	9,852	2,006	2,33	4,91
14	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	7,648	3,590	11,238	1,951	2,13	5,76
	<i>Frangula alnus</i> Mill.	9,335	4,395	13,730	2,649	2,12	5,18
	<i>Prunus serotina</i> Ehrh.	7,714	3,450	11,164	1,966	2,24	5,68

Найпомітнішою реакцією на умови середовища характеризуються *Corylus avellana* та *Frangula alnus* (табл. 4). Вміст зелених пігментів у цих видів під наметом дослідних деревостанів становить, відповідно, 8,756-14,180 і 7,831-15,569, а жовтих – 1,741-2,706 і 1,355-2,670 мг/г абсолютно сухої маси (див. табл. 4). У *Sorbus aucuparia* вміст хлорофілів змінюється від 5,735 до 11,238 мг/г, каротиноїдів – від 1,024 до 1,951 мг/г абсолютно сухої маси. Високим нагромадженням пластидних пігментів характеризуються також *Berberis vulgaris*, вміст хлорофілів в якого становить 7,681-10,073, каротиноїдів – 0,827-1,363 мг/г абсолютно сухої маси. В *Euonymus europaeus* і *Prunus serotina* ці показники, становлять, відповідно, 10,346-11,164 і 1,907-

1,966 мг/г абсолютно сухої маси. Розмах мінливості вмісту хлорофілів у *Frangula alnus* на різних ділянках становить 1,62 і каротиноїдів – 1,51 раза. У *Corylus avellana* ці показники, становили, відповідно, 1,99 і 1,98, у *Sorbus aucuparia* – 1,96 і 1,91 та у *Berberis vulgaris* – 1,31 і 1,65 раза. Відношення хлорофілів *a/b* у підліскових видів змінюється переважно в межах 2,06-2,35, що є характерним природним біологічним показником. Подібна тенденція виявлена також за відношенням сумарного вмісту хлорофілів до каротиноїдів, яке становить 4,54-7,39.

Кореляційні зв'язки між повнотою деревостанів і вмістом зелених та жовтих пігментів у підліскових видів виявились неоднаковими (табл. 5).

Таблиця 5. Коефіцієнти кореляції (*r*) між абсолютною повнотою соснових деревостанів і вмістом пластидних пігментів у найбільш поширених підліскових деревних видів

Table 5. Correlation coefficients (*r*) between the absolute density of pine stands and the content of plastid pigments in the most common understorey woody species

Підлісковий деревний вид	Показники					
	хл. <i>a</i>	хл. <i>b</i>	сума <i>a+b</i>	каротиноїди <i>c</i>	<i>a/b</i>	$(a+b)/c$
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	0,27	-0,11	0,16	-0,14	0,49	0,69
<i>Corylus avellana</i> L.	-0,41	0,47	0,76	0,91	0,40	-1,00
<i>Frangula alnus</i> Mill.	0,59	0,99	0,98	1,00	-0,72	-0,54

Реакція різних підліскових видів на зміну умов під наметом деревостанів є різною. Так, у крушини встановлено істотне зростання вмісту хлорофілів a і b та каротиноїдів зі зростанням повноти соснових деревостанів (див. табл. 5). Коефіцієнт кореляції між повнотою деревостанів та вмістом зелених і жовтих пігментів становить 0,59-0,98. У ліщини звичайної встановлено зниження біосинтезу хлорофілу a ($r = -0,41$) зі збільшенням повноти деревостанів і зростання концентрації хлорофілу b ($r = 0,47$) і каротиноїдів ($r = 0,91$). Таке зростання вмісту хлорофілів зумовлене переважно за рахунок хлорофілу b . Найменші зміни в біосинтезі зелених і жовтих пігментів виявлено у *Sorbus aucuparia*. У неї встановлено лише тенденцію до зростання кількості хлорофілу b і каротиноїдів ($r = -0,11 - -0,14$) зі збільшенням повноти деревостанів.

Подібні дослідження біосинтезу пластидних пігментів були проведені у грабово-дубових деревостанах Західного Поділля (Zaika & Bondarenko, 2018). Автори встановили значне зростання біосинтезу зелених і жовтих пігментів у підліскових видів під наметом деревостанів порівняно з умовами відкритої території. Під наметом деревостанів у підліскових видів особливо зростає біосинтез хлорофілу b .

Отримані результати показали, що у крушини і ліщини зі збільшенням повноти деревостанів вміст зелених і жовтих пігментів зростає, а у горобини встановлено тенденцію до зменшення концентрації хлорофілу b і каротиноїдів. Загалом же зі збільшення повноти деревостанів у листках ліщини і крушини зростає біосинтез хлорофілу b і каротиноїдів. Такі зміни у біосинтезі пластидних пігментів очевидно викликані спектральними характеристиками світлової енергії, яка проникає під намет деревостанів. Відомо, що хлорофіл b більшою мірою пристосований до поглинання далеких синьо-фіолетових і ближніх червоних променів. Максимум же поглинання каротиноїдів знаходиться в синьо-зеленій частині видимого спектру.

Дискусія (Discussion).

В Україні дослідженню поширення, особливостей формування та ролі підліскових видів у лісостанах різних лісорослинних умов приділялося недостатньої уваги. За останній 25-30-річний період трапляються лише роботи Т.В. Бондаренка з співавторами (Бондаренко, 1998, 2011, 2011a, 2013, 2013a; Бондаренко, Музика, 2010, 2010a; Zaika, & Bondarenko, 2018; Козловський, Бондаренко 2013). В умовах свіжої і вологої грабової діброви Західного Лісостепу під наметом складних грабово-дубових деревостанів у складі підліску переважно трапляється один-два види (Бондаренко, 2010, 2013a; Бондаренко, Музика, 2010a). Загалом в цих умовах переважають лісостани з рідким підліском, який формується під наметом деревостанів з відносною повнотою 0,7-0,8 і вище, густий – в деревостанах з повнотою 0,7 і нижче. За їхніми даними, найкращі умови для поширення і розвит-

ку підліскових видів у дубово-грабових лісостанах Західного Лісостепу складаються в деревостанах з повнотою 0,5-0,6. Водночас в соснових деревостанах сугрудів і суборів Малого Полісся спостерігається зростання видового розмаїття підліскових видів та інтенсивний його розвиток (Сасюк та ін., 2022).

Підліскові види інтенсивно розвиваються також і на ділянках лісових культур, часто створюючи конкуренцію деревним видам (Бондаренко, 2011; Бондаренко, Музика, 2010). У штучних одновікових деревостанах та у деревостанах, де проведено лісогосподарські заходи, не встановлено зниження видового розмаїття підліскових видів (Duguid, & Ashton, 2013). Це дослідження характеризує високий природний лісовідновний потенціал підліскових видів.

Підліскові види мають здатність рости і функціонувати під лісовим наметом, але характеризуються різною тіньовитривалістю. Реакція рослин підліскових видів на зниження інтенсивності світла проявляється на морфофункціональному рівні (Сасюк та ін., 2022, 2023). Встановлено істотне зростання у них показників імпедансу і зниження поляризаційної ємності, що вказує на погіршення процесів життєдіяльності. Важливим адаптивним механізмом пристосування рослин до погіршення умов світлового режиму є зростання біосинтезу пластидних пігментів та зміни у співвідношенні хлорофілів a/b та відношення суми хлорофілів до вмісту каротиноїдів.

Нами також встановлено вплив повноти деревостанів на морфометричні показники листків підліскових видів (Сасюк та ін., 2022). Дещо раніше в дубових деревостанах свіжої і вологої грабової діброви Західного Лісостепу адаптивні зміни процесів життєдіяльності підліскових видів досліджували Т.В. Бондаренко і В.К. Заїка (Zaika, & Bondarenko, 2018; Bondarenko, 2013, 2013a). У їхніх роботах за змінами діелектричних показників і біосинтезу пластидних пігментів також показано адаптивну лабільність підліскових видів. У тіньових листках підліску посилюється біосинтез хлорофілу b і каротиноїдів, що є очевидною реакцією на спектральні характеристики світла, яке проникає під лісовий намет.

Результати досліджень у бореальних лісах Фінляндії показали, що формування підліску пов'язане з показником листового індексу лісового намету, а також з його зімкнутістю і по-різному проявляється у різних типах лісорослинних умов. Чіткіше такі закономірності фіксуються у деревостанах багатших трофотопів.

На нашу думку, роль підліскових видів істотно посилюється в чистих хвойних деревостанах та в умовах сугрудів і суборів (Bondarenko et al., 2025). У чистих соснових деревостанах унаслідок гуміфікації і мінералізації лісової підстилки та кореневих виділень ґрунти характеризуються кислотою і дуже кислотою реакцією, що погіршує умови

для функціонування фізіологічно активних коренів та поглинання ними з ґрунту поживних речовин і води. Тому була висунута гіпотеза про здатність підліскових видів своїм опадом, певною мірою, компенсувати вплив на лісову підстилку і ґрунт відсутніх у складі деревостанів листяних видів. Нами встановлено вплив підліскових видів на зниження кислотності та покращення низки інших агрохімічних показників ґрунту.

Здатність видів рости під наметом деревостанів визначається їхньою морфофізіологічною реакцією на умови середовища і, особливо, надходженням сонячної енергії (Pickett, & Kempf, 1980; Mao et al., 2017; Li et al., 2023; Li et al., 2012; Deng et al., 2023; Kloeppel, Abrams, & Kubiske, 1993; Kalkman, Simonton, & Dornbos, 2019; Barbier, Gosselin, & Balandier, 2008; Chazdon, & Pearcy, 1991; Pearcy, 1988). Так, в оглядовій статті (Barbier et al., 2008) стверджується, що на видове розмаїття підліскових видів істотно впливає тип деревостанів. За їхніми даними, хвойні ліси мають менше розмаїття судинних рослин, ніж листяні. Проте таке твердження, на нашу думку, не має однозначного трактування. Тут більшою мірою вплив на видове розмаїття підліску проявляє видовий склад деревостанів. За нашими даними, у чистих соснових деревостанах в умовах сугрудів трапляється від чотирьох до семи підліскових видів (Сасюк та ін., 2022). У зімкнутих ялинових чи ялицевих деревостанах підлісок переважно відсутній.

Істотний вплив на видове розмаїття підліскових видів мають також лісорослинні умови, вертикальна структура деревостанів тощо. Показано, що в тропічному лісі вплив світла на морфофізіологічні процеси під наметом деревостанів є важливішим, ніж концентрація у ґрунті азоту (Mao et al., 2017). Відомо, що у зімкнутих деревостанах до рівня підліску доходить не більше 0,5-5% світла. Тому для проходження фотосинтезу в підліскових видів важливе значення відіграють сонячні плями, які тривають від декількох секунд до кількох хвилин та освітлюють невеликі ділянки підліску (Chazdon, & Pearcy, 1991; Pearcy, 1988). Тіньовитривалі види можуть отримувати 30-60% щоденного вуглецевого приросту завдяки сонячним плямам. Зниження інтенсивності світла призводить до зменшення галуження і щільності розташування на пагонах листків (Pickett, & Kempf, 1980).

Варіабельність морфометричних показників листків та вмісту пластидних пігментів у підліскових видів вказує на їхню реакцію на умови світлового режиму під наметом деревостанів. І ті підліскові види, які характеризуються більшою лабільністю до умов світлового режиму під наметом деревостанів, здатні інтенсивніше поширюватися у соснових лісостанах. До таких видів належать *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia* і *Corylus avellana*.

Висновки (Conclusions).

1. У 56-90-річних соснових деревостанах Шепетівського Полісся виявлено десять підліскових

видів загальною густотою від 13,67 до 76,67 тис. екз./га, серед яких найбільшим поширенням характеризуються *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus* і *Corylus avellana*. Значно рідше трапляються *Prunus spinosa*, *Viburnum opulus*, *Berberis vulgaris*, *Prunus serotina*, *Sambucus racemosa*, *Euonymus europaeus* і *Crataegus oxyacantha*. На переважній кількості ділянок підлісок розміщений рівномірно, а на окремих – куртинами.

2. Середня висота екземплярів ліщини під наметом деревостанів змінюється в межах 58-403, горобини – 55-263, крушини – 51-225 і барбариса – 50-207 см. Значної середньої висоти у цих умовах також досягає бузина (43-210 см) і черемха (125-170 см). Найвищими екземплярами у підліску виділяються ліщина (частка 61,5-100%), горобина (50,0-83,3%) і барбарис (63,1-100%).

3. Варіабельність довжини і ширини листової пластинки підліскових видів у деревостанах змінюється в межах 10-30%, а площі поверхні листків – 30-50%. У горобини коефіцієнт кореляції між повнотою деревостанів і площею листків є зворотнім і помірним ($r = -0,48$) та зворотнім і слабким – у ліщини ($r = -0,09$) і крушини ($r = -0,17$).

4. Найвідчутнішою реакцією на умови середовища під наметом деревостанів характеризуються крушина і ліщина. Вміст зелених пігментів у цих видів становить 7,831-15,569, жовтих – 1,355-2,670 мг/г абсолютно сухої маси. Розмах мінливості вмісту хлорофілів у крушини на різних ділянках становить 1,62 і каротиноїдів 1,51, у ліщини, відповідно, 1,99 і 1,98, у горобини – 1,96 і 1,91 та барбарису – 1,31 і 1,65 рази.

5. У крушини встановлено істотне зростання хлорофілів *a* і *b* та каротиноїдів зі зростанням повноти соснових деревостанів. Коефіцієнт кореляції між повнотою деревостанів та вмістом зелених і жовтих пігментів становить 0,59-0,98. У ліщини виявлено зниження біосинтезу хлорофілу *a* ($r = -0,41$) зі збільшенням повноти деревостанів і зростання концентрації хлорофілу *b* ($r = 0,47$) та каротиноїдів ($r = 0,91$). Найменший вплив повноти деревостанів на біосинтез зелених і жовтих пігментів виявлено у горобини звичайної.

Конфлікт інтересів (Conflicts of Interest).

Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів.

Список літератури (References)

- Barbier, S., Gosselin, F., & Balandier, P. (2008). Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved – A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 254(1), 1-15. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.038>
- Bondarenko, T.V. (2013). Electrophysiological characterization of understory shrubs in the Forest-

- steppe of Western Ukraine. *Lesne prace badawcze: kwartalnik Instytutu Badawczego leśnictwa*, 74, 13-16. <https://bibliotekanauki.pl/articles/1318169> [Bondarenko, T. V. (2013). Elektrofizjologiczna charakterystyka krzewow podszytowych w lasostepie zachodniej Ukrainy. *Lesne prace badawcze: kwartalnik Instytutu Badawczego leśnictwa*. 74, 13-16] (In Polish)
- Bondarenko, T. V. (2011). The undergrowth in artificial forest stands of the Western Forest-Steppe. *Scientific Bulletin of the National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine (Series "Forestry and Horticulture")*, 164(3), 64-71. [Бондаренко, Т. В. (2011). Підлісок у штучних лісостанах Західного Лісостепу. *Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України (серія «Лісівництво та декоративне садівництво»)*, 164 (3), 64-71] (in Ukrainian)
- Bondarenko, T. V. (2011a). Phytomass of undergrowth shrubs as a resource for energy-saving fuel technologies. *Scientific Bulletin of Ukrainian National Forestry University*, 21(16), 343-346. Retrieved from https://nv.nltu.edu.ua/Archive/2011/21_16/index.htm [Бондаренко, Т. В. (2011). Фітомаса підліскових чагарників як ресурс для енергоощадних паливних технологій. *Науковий вісник НЛТУ України*, 21(16), 343-346] (in Ukrainian)
- Bondarenko, T. V. (2013a). *Silvicultural and ecological role of undergrowth in hornbeam-oak forests of the Western Forest-Steppe*: Doctoral dissertation abstract, Ukrainian National Forestry University, Lviv, Ukraine. Retrieved from https://irbis-nbuv.gov.ua/cgi-bin/irbis_nbuv/cgiirbis_64.exe? [Бондаренко, Т. В. (2013a). Лісівничо-екологічна роль підліску в грабових дібровах Західного Лісостепу: автореф. дис.... канд. с.-г. наук: 06.03.03. Львів, НЛТУ України] (in Ukrainian)
- Bondarenko, T. V. (1998). Some features of undergrowth formation in oak forests of the Forest-Steppe. *Collected Scientific Works of the Institute of Forest of the National Academy of Sciences of Belarus*, 48, 110-112. Retrieved from <https://elib.nlb.by/catalog/Collection/BY-NLB-br0001904756> [Бондаренко, Т. В. (1998). Некоторые особенности формирования подлеска в дубравах Лесостепи. *Сборник научных трудов Института леса НАН Беларуси*, 48, 110-112] (in Russian)
- Bondarenko, T. V., & Muzyka, T. M. (2010). Dogwood in forest plantations of the Medobory Nature Reserve. *Scientific Bulletin of Ukrainian National Forestry University*, 20(16), 128-131. Retrieved from https://nv.nltu.edu.ua/Archive/2010/20_16/index.htm [Бондаренко, Т. В., Музыка, Т. М. (2010a). Свидина в лісових культурах природного заповідника «Медобори». *Науковий вісник НЛТУ України*, 20(16), 128-131] (in Ukrainian)
- Bondarenko, T. V., & Muzyka, T. M. (2010a). Species composition and condition of the undergrowth in oak forests of the Medobory Nature Reserve. In *Nature Reserve Fund of Ukraine – Past, Present, Future: Proceedings of the International Scientific and Practical Conference*, 247-250. Ternopil: Textbooks and manuals. [Бондаренко, Т. В., Музыка, Т. М. (2010). Видовий склад та стан підліску дібров природного заповідника «Медобори». *Природно-заповідний фонд України – минуле, сьогодення, майбутнє: матеріали Міжнарод. наук.-практ. конф. Тернопіль: Підручники і посібники*, 247-250] (in Ukrainian)
- Bondarenko, T., Sasyuk, A., Zaika, V., Pavliuk, V., Olifir, Y., & Trenčiansky, M. (2025). The influence of undergrowth species on the formation of forest litter and agrochemical soil properties in pine forest stands of Minor Polissya region in Ukraine. *Forestry Ideas*, 31, 1(69), 91-102. https://forestry-ideas.info/issues/issues_Index.php?pageNum_rsIssue=1&totalRows_rsIssue=7&journalFilter=76
- Chazdon, R. L., & Pearcy, R. W. (1991). The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience*, 41(11), 760-766. <https://doi.org/10.2307/1311725>
- Deng, J., Fang, S., Fang, X., Jin, Y., Kuang, Y., Lin, F., ... Liu, Ch. (2023). Forest understory vegetation study: current status and future trends. *Forestry Research*, 3, Article 6. <https://doi.org/10.48130/FR-2023-0006>
- Duguid, M. C., & Ashton, M. S. (2013). A meta-analysis of the effect of forest management for timber on understory plant species diversity in temperate forests. *Forest Ecology and Management*. 303, 81-90. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0378112713002156>
- Kalkman, J. R., Simonton, P., & Dornbos, D. L. Jr. (2019). Physiological competitiveness of common and glossy buckthorn compared with native woody shrubs in forest edge and understory habitats. *Forest Ecology and Management*, 445, 60-69. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.05.007>
- Kazakov, Ye. O. (2000). *Methodological foundations for setting up experiments in plant physiology*. Kyiv: Phytosociocenter. ISBN 966-7459-60-8 [Казаків, Є. О. (2000). *Методологічні основи постановки експерименту з фізіології рослин*. Київ: Фітосоціоцентр. 272 с.] (in Ukrainian)
- Kozlovskiy, M. P., & Bondarenko, T. V. (2013). Influence of undergrowth in hornbeam-oak forests on the formation of soil nematode communities. *Scientific Bulletin of Ukrainian National Forestry University*, 23(2), 15-23. Retrieved from https://nv.nltu.edu.ua/Archive/2013/23_2/index.htm [Козловський, М. П. & Бондаренко, Т. В. (2013). Вплив підліску у грабових дібровах на формування угруповань ґрунтових нематод. *Науковий вісник НЛТУ України*, 23(2), 15-23] (in Ukrainian)
- Kloeppel, B. D., Abrams, M. D., & Kubiske, M. E. (1993). Seasonal ecophysiology and leaf morphology of four successional Pennsylvania barrens species in open versus understory environments. *Canadian Journal of Forest Research*, 23(2), 181-189. <https://doi.org/10.1139/x93-025>

- Li, M., Du, Z., Pan, H., Yan, C., Xiao, W., & Lei, J. (2012). Effects of neighboring woody plants on target trees with emphasis on effects of understory shrubs on overstorey physiology in forest communities: A mini-review. *Community Ecology*, 13(1), 117-128. <https://doi.org/10.1556/ComEc.13.2012.1.13>
- Li, W., Li, B., Ma, X., Saha, S., Wu, H., Zhang, P., & Shen, H. (2023). Physiological and biochemical traits of needles imply that understory light conditions in the growing season may be favorable to *Pinus koraiensis* trees. *Forests*, 14(7), 1333. <https://doi.org/10.3390/f14071333>
- Majasalmi, T., & Rautiainen, M. (2020). The impact of tree canopy structure on understory variation in a boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 466, 118100. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118100>
- Mao, Q., Wang, C., Mo, J., Zhou, K., & Lu, X. (2017). Responses of understory plant physiological traits to a decade of nitrogen addition in a tropical reforested ecosystem. *Forest Ecology and Management*, 401, 65-74. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.06.047>
- Marynych, A.M., Pashchenko, V.M., & Shyshchenko, P.H. (1985). Nature of the Ukrainian SSR: Landscapes and Physical-Geographical Zoning. Kyiv: Scientific opinion. Retrieved from <https://irbis-nbuv.gov.ua/ulib/item/ukr0000024582> [Маринич, А.М., Пашченко, В.М., Шищенко, П.Г. (1985). Природа Украинской ССР. Ландшафты и физико-географическое районирование. Киев: Наукова думка. 224 с.] (in Russian)
- Marynych, O.M., & Shyshchenko, P.H. (2005). *Physical Geography of Ukraine*. Kyiv: Knowledge. Retrieved from <https://irbis-nbuv.gov.ua/ulib/item/ukr0000016739> [Маринич, О.М., Шищенко, П.Г. (2005). Фізична географія України. 3-є видання. Київ: Знання, 511 с.] (in Ukrainian)
- Nature of Khmelnytskyi Region* (1980). Lviv: Higher school. <https://studfile.net/preview/5454321/> [Природа Хмельницької області (1980). За ред. К.І. Геренчука. Львів: Вища школа. 152 с.] (in Ukrainian)
- Pearcy, R.W. (1988). Photosynthetic utilisation of lightflecks by understory plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15(2), 223-238. <https://doi.org/10.1071/PP9880223>
- Pickett, S.T.A., & Kempf, J.S. (1980). Branching patterns in forest shrubs and understory trees in relation to habitat. *New Phytologist*, 86(2), 219-228. <https://www.jstor.org/stable/2432108>
- Pohrebnyak, P.S. (1993). On the origin of the reaction of forest litter. In *Forest Ecology and Forest Typology. Selected Works*. Kyiv: Scientific opinion, 334-351. ISBN 5-12-003586-8 [Погребняк, П.С. (1993). До питання про походження реакції лісової підстилки. Лісова екологія і типологія лісів. Вибрані праці. Київ: Наукова думка. 334-351] (in Ukrainian)
- Sasyuk, A., Zaika, V. & Pavliuk, V. (2023). Morphophysiological features of interaction between pine and undergrowth in pine stands of Shepetivka Polissya. In *Objects of the Nature Reserve Fund of Ukraine: Current State and Ways to Ensure Their Effective Functioning: Proceedings of the All-Ukrainian Scientific and Practical Conference*, 144-147. Slavuta, August, 3-4. Slavuta. <https://doi.org/10.61584/3-4-08-2023-31> [Сасюк, А., Заїка, В., Павлюк, В. (2023). Морфофізіологічні особливості взаємодії сосни і підліску в соснових лісостанах Шепетівського Полісся. Об'єкти природно-заповідного фонду України: сучасний стан та шляхи забезпечення ефективної їх діяльності: матеріали Всеукраїнської наук.-практ. конф., м. Славути, 3-4 серпня 2023 р. Славути, 144-147] (in Ukrainian)
- Sasiuk, A.V., Zaika, V.K., & Pavliuk, V.V. (2022). Physiological and biochemical adaptations of understory species to pine forest conditions in the Shepetivka Polissia region. In: *Scientific foundations for improving productivity and biological stability of forest and urbanized ecosystems*. Proc. of the 72nd scientific-technical conference of professors, researchers, doctoral and postgraduate students summarizing scientific work in 2021-2022, 69-71. Lviv, December 6, 2022. Lviv: UNFU. <https://drive.google.com/file/d/1JGdk--9M3fpMlaZQ5C-m05E4dbys6iMWb/view> [Сасюк, А.В., Заїка, В.К., Павлюк, В.В. (2022). Фізіолого-біохімічні особливості пристосування підліскових видів до умов соснових деревостанів Шепетівського Полісся. Наукові основи підвищення продуктивності та біологічної стійкості лісових та урбанізованих екосистем: матер. 72-ої наук.-техн. конф. професорсько-викладацького складу, наукових працівників, докторантів та аспірантів за підсумками наукової діяльності у 2021-2022 роках, м. Львів, 6 грудня 2022 р. Львів, 69-71] (in Ukrainian)
- Sasyuk, A.V., Zaika, V.K., Pavliuk, V.V., & Matusiak, M.V. (2022). Distribution and formation of undergrowth in pine stands of Shepetivka Polissya. *Agriculture and Forestry*, 26, 160-171. <https://doi.org/10.37128/2707-5826-2022-3-12> [Сасюк, А.В., Заїка, В.К., Павлюк, В.В., Матусяк, М.В. (2022). Поширення і формування підліску в соснових деревостанах Шепетівського Полісся. Сільське господарство та лісівництво, 26, 160-171] (in Ukrainian)
- Tsys, P.M. (1962). *Geomorphology of the Ukrainian SSR*. Lviv: Publishing House of Lviv State University. Retrieved from https://geography.lnu.edu.ua/wp-content/uploads/2020/03/TSys-P.I._geomorfologiya_ursr.pdf [Цись, П.М. (1962). Геоморфологія УРСР. Львів: Вид-во Львівського держуніверситету. 224 с.] (in Ukrainian)
- Zaika, V., & Bondarenko, T. (2018). The level of chlorophyll *a* and *b* in the leaves of understory shrubs in the hornbeam-oak forests of the Forest Steppe of Western Ukraine. *Lesne Prace Badawcze*, 79(1), 23-28. <https://doi.org/10.2478/frp-2018-0003> [Zaika, V., & Bondarenko, T. (2018). Poziom chlorofilu *a* i *b* w liściach krzewów podszytowych w grabowo-dębowych lasach Lasostepu Ukrainy Zachodniej. *Lesne Prace Badawcze*, 79(1). 23-28] (In Polish)

Morphophysiological features of the functioning of understorey species in the pine forests of Shepetivka Polissia

A. Sasiuk¹, V. Zaika², V. Pavliuk³

The study examined morphometric indicators of leaf apparatus and the biosynthesis of plastid pigments in understorey species growing under the canopy of 56-90-year-old pine stands in Shepetivka Polissya. The pine component in the studied stands accounts for 9-10 units (out of 10). A total of 10 understorey species were identified in these forests, among which the most common are rowan tree (*Sorbus aucuparia* L.), glossy buckthorn (*Frangula alnus* Mill.) and common hazel (*Corylus avellana* L.). Less frequently encountered species include blackthorn (*Prunus spinosa* L.), may rose (*Viburnum opulus* L.), common barberry (*Berberis vulgaris* L.), late bird cherry (*Prunus serotina* Ehrh.), red elderberry (*Sambucus racemosa* L.), European spindle (*Euonymus europaeus* L.), and common hawthorn (*Crataegus oxyacantha* L.). In the majority of the plots, the understorey is evenly distributed, while in some plots it appears in clumps. The total number of understorey individuals ranges from 13,670 to 76,670 pieces per hectare and does not depend on forest type or site conditions. Among the

studied species, hazel, rowan, and barberry are notable for forming a large-sized understorey.

The average height of hazel specimens in the studied stands varies between 58 and 403 cm, rowan – 55-263 cm, buckthorn – 51-225 cm, and barberry – 50-207 cm. Significant average heights under these conditions are reached by the red elderberry (43-210 cm) and the late bird cherry (125-170 cm). Among the large-sized understorey species, it is necessary to single out hazel (the share is 61.5-100.0%), rowan (50.0-83.3%) and barberry (63.1-100.0%).

The morphometric analysis of the leaves showed that variation in leaf length and width generally ranged from 10 to 30%, while leaf surface area varied from 30 to 50%. In rowan, the correlation coefficient between stand density and leaf area was moderate and negative ($r = -0.48$), while in hazel ($r = -0.09$) and buckthorn ($r = -0.17$), it was weak and negative. As the absolute stand density increased from 29.8 to 38.6 m²/ha, the leaf area of rowan decreased most significantly, while buckthorn and hazel showed much less sensitivity to environmental conditions.

A high degree of plasticity in plastid pigment biosynthesis in response to environmental conditions was observed among the understorey species. The variability range of chlorophyll content in buckthorn across different plots was 1.62 times, and carotenoids 1.51 times; in hazel – 1.99 and 1.98 times; in rowan – 1.96 and 1.91 times; and in barberry – 1.31 and 1.65 times, respectively. In buckthorn, the correlation coefficient between stand density and the content of green and yellow pigments ranged from 0.59 to 0.98. In hazel, an increase in stand density was associated with a decrease in the biosynthesis of chlorophyll a ($r = -0.41$), and an increase in the concentration of chlorophyll b ($r = 0.47$) and carotenoids ($r = 0.91$). The smallest changes in the biosynthesis of green and yellow pigments were observed in rowan.

Key words: understorey; understorey species occurrence; forest stand; timber stand; chlorophylls; carotenoids; plastid pigments; green pigments; yellow pigments; leaf morphometric indicators.

¹ Andriy Sasyuk – director. National nature park “Male Polissya”, 32 Mikhelska st., Iziaslav, Khmelnytskyi region, 30300, Ukraine. E-mail: malepolisja@ukr.net ORCID: [http://orcid.org/0009-0002-6933-516X]

² Volodymyr Zaika – Full Member of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine, Doctor of Biological Sciences, Professor at the Department of Forestry and Agrarian Management, the Vasyl Stefanyk Carpathian National University, 57 Shevchenko st., Ivano-Frankivsk, 76018, Ukraine. E-mail: vkzaika@ukr.net ORCID: [http://orcid.org/0009-0007-6641-8847]

³ Vasyl Pavliuk – Corresponding Member of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine, PhD in Agricultural Sciences, Associate Professor at the Department of Forestry. Ukrainian National Forestry University, 103 General Chuprynka st., Lviv, 79057, Ukraine. E-mail: pww1960@i.ua ORCID: [http://orcid.org/0000-0003-0992-7550]