

М.В. НЕЦВЕТОВ

Донецький ботанічний сад НАН України
пр. Ілліча, 110, м. Донецьк, 83059
disfleur76@live.fr

ВПЛИВ ВІТРУ НА ОСВІТЛЕНІСТЬ ПІДНАМЕТОВОГО ПРОСТОРУ *ACER SACCHARINUM* L. ТА *A. PSEUDOPLATANUS* L.

Ключові слова: деревостан, крона, біомеханіка, вітер, освітленість, Асер

Світлопроникність крон дерев відіграє визначальну роль у середовищеперетворювальному впливі деревостану та формуванні екологічної структури фітоценозу. Г.М. Висоцький з'ясував, що інтенсивність світла, яке проникає крізь намет, визначається особливостями крони деревних видів і залежить від швидкості їхнього росту. О.Л. Бельгард (1950, 1960, 1971) увів до типології лісових насаджень поняття світлової структури, що обумовлюється архітектонікою крони, яку утворюють деревостани. Світлова структура, за О.Л. Бельгардом, може належати до одного з чотирьох основних типів: тіньового, напівтіньового, напівосвітленого та освітленого. Ю.Л. Цельникер (1969) зазначає, що вирішальне значення у формуванні фотоклімату мають просвіти в кронах та між кронами, від яких залежить ажурність намету. Дослідниця розрахувала приблизні коефіцієнти ажурності, тобто відносну площу просвітів у кроні, для різних видів. В.О. Алексеєв (1975), окрім просвітів, вказує на значення віку та висоти дерев, повноту, зімкнутість і густоту насаджень, а також проективне покриття та надземну площу рослин у фітоценозі.

За О.Л. Бельгардом, світлова структура становить певну константу, що відображає потенційні середовищеперетворювальні можливості деревостану. Однак через фактори, які порушують цілісність крон і зімкнутість деревостану, світловий режим під наметом може відхилитися від норми. У цьому разі розрізняють такі типи світлового стану: нормальний, посилений та ослаблений (Бельгард, 1971), а також гіперпосилений і меланізований (Іванько, 2002).

Ажурність крони може зазнавати тимчасових змін під впливом вітру, коли відгинаються та розгойдуються листя й гілки, зменшуються площа листкових пластинок, а також вертикальної та горизонтальної проекції й об'єм крони, що загалом знижує механічне навантаження на дерево (Brüchert, Gardiner, 2006). Відомо декілька типів реакції листя на вітер, які забезпечуються анатомо-морфологічними та біомеханічними особливостями (Vogel, 2009). Так, листя осики *Populus tremula* L., з жорсткою листковою пластинкою та гнучким черешком, гойдається навіть за дуже слабкого вітру. Складне листя легко складається завдяки рухливості листочків, що забезпечується регульованим об'ємом листкових подушечок (Эсау, 1980). У простого листя з порівняно гнучкою листковою плас-

тинкою вітер спричиняє не тільки згинальні та крутильні коливання, а й їхнє складання або скручування в конус. Кілька листків можуть складатися в компактні кластери або згортатися в конус чи трубку навколо пагона, на якому ростуть. У дуба білого *Quercus alba* L. жорстка листкова пластинка на короткому жорсткому черешку не деформується навіть за дуже сильного вітру (Vogel, 2009). Очевидно, дія вітру на дерева з листям різної будови призводить до різного ступеня зміни ажурності.

Ми дослідили вплив вітру на освітленість під кронами двох видів роду *Acer*, використовуваних на південному сході України у насадженнях різного призначення: *Acer saccharinum* L. та *A. pseudoplatanus* L., які в зрілому стані відрізняються архітектонікою крон, розмірами та формою листа.

Матеріали та методи дослідження

Дослідження здійснене в серпні 2010 р. у монокультурних насадженнях *A. saccharinum* та *A. pseudoplatanus* 36—40 років у дендрарії Донецького ботанічного саду. Вивчення світлового режиму піднаметового простору деревостанів проводили за Ю.Л. Цельникер (1969) та В.О. Алексеєвим (1975). Освітленість під наметом лісонасаджень вимірювали синхронно з реперними точками на відкритих ділянках за межами деревостану з 12.00 до 14.00 у сонячну та безмарну, безвітряну й вітряну (швидкість вітру — до 7 м/с) погоду. Для отримання зіставних даних виміряні значення освітленості піднаметового простору приводили до значень у реперних точках. Вимірювання виконували за допомогою люксметрів Ю-16 із чутливістю селенового фотоелемента до променів видимої ділянки спектра (380—710 нм).

На тимчасових зрізах черешків у середній частині встановлювали відносну площу тканин за збільшення 100× і 40× із використанням світлового мікроскопа «Primo Star» компанії «Карл Цейс» у програмі «AxioVision».

Біомеханічні параметри черешків (коефіцієнт жорсткості та модуль пружності) визначали за К.Дж. Нікласом (Niklas, 1992). Навантаження на черешки оцінювали за формулою (Vogel, 2009):

$$F_D = 0,5\rho V^2 S_p C_D,$$

де ρ — густина повітря, V — швидкість вітру, S_p — площа листкової пластинки, перпендикулярної повітряному потоку, C_D — коефіцієнт лобового опору за К.Дж. Нікласом (Niklas, 1999) та С. Фользінгером із співавторами (Vollsinger et al., 2005). Зміну площі листкових пластинок під дією вітру вважали рівною 0,5 для обох видів. Вірогідність відмінностей анатомо-морфологічних і біомеханічних характеристик визначали в тесті Манна—Уїтні.

Результати дослідження та їх обговорення

1. Фітоактинометричні дослідження. У деревостані *A. saccharinum* зімкнутість становить 0,9—1,0, крони асиметричні, однобічно розкидисті, спостерігається значне опускання нижніх скелетних гілок на узліссі, особливо на південному боці.

Внаслідок цього розподіл освітленості під наметом нерівномірний. У деревостані *A. pseudoplatanus* зімкнутість — 1,0, крони симетричні, між- і внутрішньокронні розриви в наметі трапляються зрідка, відповідно освітленість під ним є рівномірнішою.

За ясної погоди в затіненій ділянці під наметом *A. saccharinum* інтенсивність сумарного освітлення була значно вищою, ніж у деревостані *A. pseudoplatanus* (табл. 1). З переходом від ясної погоди до хмарної ослаблення освітленості в затіненних ділянках знижується в обох деревостанах, що відповідає фітоклі-

Таблиця 1. Освітленість (%) на затіненних та освітлених ділянках під наметом насаджень *Acer saccharinum* L. і *A. pseudoplatanus* L.

Показник освітленості	Вид			
	<i>A. saccharinum</i>		<i>A. pseudoplatanus</i>	
	затінено	освітлено	затінено	освітлено
Ясно				
Середня	6,8 ± 2,47	32,6 ± 12,81	6,6 ± 0,39	27,4 ± 10,52
Максимальна	10,4	55,3	7,3	48,4
Мінімальна	3,5	13,8	6,2	6,9
Коефіцієнт варіації	36,5	39,3	5,9	38,3
Хмарно				
Середня	15,6 ± 1,19	47,4 ± 1,24	15,0 ± 0,66	21,4 ± 1,93
Максимальна	17,5	49,2	15,9	23,8
Мінімальна	14,3	46,0	14,3	19,0
Коефіцієнт варіації	7,7	2,6	4,4	9,0

Таблиця 2. Вплив вітру на освітленість (%) затіненої ділянки під наметом насаджень *A. saccharinum* і *A. pseudoplatanus*

Показник освітленості	Вид	
	<i>A. saccharinum</i>	<i>A. pseudoplatanus</i>
Без вітру		
Середня	3,9 ± 0,15	6,4 ± 0,19
Максимальна	4,2	6,6
Мінімальна	3,8	6,2
Коефіцієнт варіації	4,0	3,0
Вітряно (до 7 м/с)		
Середня	6,9 ± 2,82	6,9 ± 0,24
Максимальна	10,4	7,3
Мінімальна	3,5	6,6
Коефіцієнт варіації	40,8	3,5

матичним умовам природних лісів (Цельникер, 1969; Алексеев, 1975) та штучних насаджень у степу (Иванько, 2002). На ділянках під «вікнами» в наметі освітленість в обох деревостанах сягала ~50 % від відкритого місця. Площа ділянок під «вікнами» крон *A. pseudoplatanus* є досить незначною — менше 3 % від загальної площі насадження, тоді як під *A. saccharinum* вона була понад 10 %.

Таким чином, у момент проведення фітоактинометричних вимірювань у деревостані *A. saccharinum* світловий режим характеризувався як підсилений. Неоднорідність освітленості тут обумовлена насамперед віковою зміною архітектоніки крон дерев із утворенням розривів у них і світлових «вікон» у піднаметовому просторі. Крім того, через значну довжину гілки *A. saccharinum* втрачають жорсткість, прогинаються від власної ваги й легко відхиляються під подувами вітру, особливо в нижній частині дерева.

Другою відмінністю між двома видами є поведінка листя під впливом вітру. За максимальної на момент спостереження швидкості вітру (~7 м/с) у листя *A. pseudoplatanus* на периферії крони узлісних дерев черешки несуттєво відгинаються або в напрямку росту пагона, або в протилежному. Листкові пластинки незначно вигинаються по краях. У *A. saccharinum* за тієї самої середньої швидкості вітру листя стає рухливішим: окрім вигинів черешків у різних напрямках, воно ще й крутиться. Розгойдування гілок, зниження зімкнутості листя, його відхилення на черешках і згортання збільшувало ажурність крон; як наслідок — спостерігалось інтенсивніше проникнення сонячного світла, особливо в деревостані *A. saccharinum* (табл. 2). Тут же дія вітру зумовлює більшу варіацію освітленості, що відображено у зростанні коефіцієнта варіації.

Наявність під наметом *A. saccharinum* ділянок із підсиленим освітленням та збільшення ажурності під впливом вітру обумовлюють достатнє надходження сонячної радіації для природного розвитку підліску та підросту (табл. 3). У насадженні *A. saccharinum* він різноманітніший і складається з сіянців деревних видів і більш зрілих кущів. Під наметом *A. pseudoplatanus* трав'яна й чагарникова рослинність є дуже рідкою. Трапляються поодинокі 1—4-річні сіянці природних сходів *A. pseudoplatanus*, *Quercus robur* L., *Fraxinus lanceolata* Borkh та *Acer campestre* L., подекуди — *Ligustrum vulgare* L.

2. Біомеханіка черешків листя. Величина відхилення листя залежить від його просторової орієнтації, маси, сили вітру та площі листкової пластинки, що ним обдувається, а також коефіцієнта жорсткості черешка. Маса листка зі збільшенням його площі зростає майже вдвічі швидше в *A. pseudoplatanus* (рис. 1, а), ніж у *A. saccharinum*, відповідно підвищується статичне навантаження на черешки (рис. 1, б). Пружні властивості черешків *A. pseudoplatanus* значно більші за їхніми значеннями у *A. saccharinum* (табл. 4). Завдяки цьому черешки першого можуть не тільки утримувати листкові пластинки з малим відхиленням, а й ефективніше протистояти вітру.

Існує кілька типів поведінки листя під дією вітру (Vogel, 2009). Під впливом вітру, залежно від його швидкості, листки дерев відхиляються, повертаються на черешку, складаються адаксіальним боком, згортаються в конус або

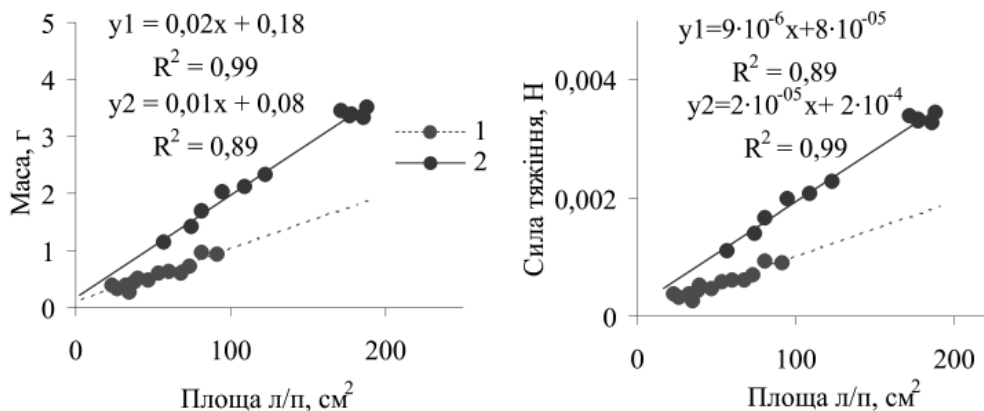


Рис. 1. Залежності: *a* — площі верхньої поверхні листової пластинки (л/п) від її маси, *б* — сили тяжіння листової пластинки від її площі *S*. 1 — *Acer saccharinum*; 2 — *A. pseudoplatanus*
 Fig. 1. Variations of the lamina biomass (*a*) and lamina load (*b*) in relation to lamina surface area. 1 — *Acer saccharinum*; 2 — *A. pseudoplatanus*

утворюють компактні кластери, щільно прилягаючи один до одного. Такі зміни знижують коефіцієнт лобового опору потокам повітря і механічне навантаження на окремі листки й крону загалом (Niklas, 1999). У досліджених нами видів листки за швидкості вітру до 10 м/с загинаються по краях, тобто демон-

Таблиця 3. Видовий склад підліску та підросту піднаметового простору насаджень *A. saccharinum* і *A. pseudoplatanus*

Вид	Насадження			
	<i>A. saccharinum</i>		<i>A. pseudoplatanus</i>	
	кількість, шт.	вік, роки	кількість, шт.	вік, роки
<i>Acer campestre</i> L.	2	3–5	<1	2
<i>A. negundo</i> L.	2	3–5	—	
<i>A. pseudoplatanus</i> L.	1	5–6	<1	1–4
<i>A. tataricum</i> L.	3	2–7	—	
<i>Berberis vulgaris</i> L.	2	3–6	—	
<i>Clematis vitalba</i> L.	1	7–8	—	
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	2	5–6	—	
<i>Fraxinus lanceolata</i> Borkh.	—		<1	4–5
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	2	4–5	<1	3
<i>Prunus serotina</i> Ehrh.	2	8–10	—	
<i>Ptelea trifoliata</i> L.	1	6	—	
<i>Quercus robur</i> L.	2	2–5	<1	2
<i>Sambucus nigra</i> L.	1	10	—	
<i>Swida alba</i> (L.) Opiz	3	5–7	—	
<i>Ulmus laevis</i> Pall.	1	5	—	

Примітка: наведено кількість рослин на 20 м².

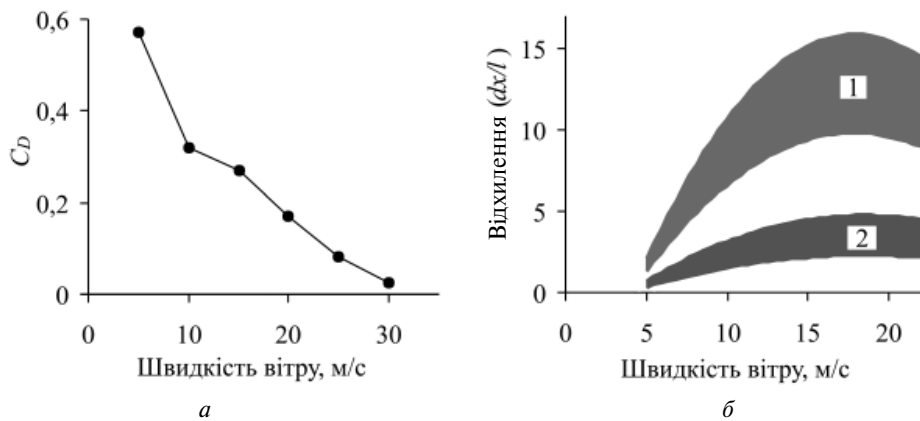


Рис. 2. Залежність: *a* — коефіцієнта аеродинамічного опору C_D простого листка (Niklas, 1999; Vollsinger et al., 2005) і *б* — відносного відхилення (dx/l) черешка листка від швидкості вітру. 1 — *A. saccharinum*; 2 — *A. pseudoplatanus*. Заштриховані ділянки відповідають середнім значенням із довірчими інтервалами

Fig. 2. Variations of the simple leaf drag coefficient C_D (Niklas, 1999; Vollsinger et al., 2005) (*a*) and petiole tip deflection (dx/l) (*b*) in relation to wind speed. 1 — *A. saccharinum*; 2 — *A. pseudoplatanus*. Shaded areas correspond to deflections mean values with confidence ranges

струють типову поведінку для простого листа. Тому для оцінки навантаження на черешок та його відхилення під час вітру ми використовували усереднені значення коефіцієнта аеродинамічного опору C_D , одержані К.Дж. Нікласом (Niklas, 1999) та С. Фользінгером із співавторами (Vollsinger et al., 2005) для простого листа деревних рослин (рис. 2, *a*).

Найбільше розраховане відносне відхилення черешка *A. pseudoplatanus* і *A. saccharinum* відбувається за швидкості вітру 20 м/с (рис. 2, *б*), коли листя зазнає максимального навантаження. З посиленням вітру відхилення зменшується відповідно до зниження коефіцієнта аеродинамічного опору. Як видно з наведених на рис. 2, *б* залежностей, відносне відхилення черешків *A. pseudoplatanus* є завжди меншим, аніж у *A. saccharinum*. Разом із жорсткістю гілок це забезпечує менші просвіти в кроні і, таким чином, нижчі й постійні значення освітленості під наметом у разі вітрових навантажень.

Таблиця 4. Морфологічні та біомеханічні характеристики черешків листа *A. saccharinum* і *A. pseudoplatanus*

Показник	Вид		Р-значення
	<i>A. saccharinum</i>	<i>A. pseudoplatanus</i>	
Довжина, см	6,1 ± 1,9	11,4 ± 3,7	0,0010
Середній діаметр, мм	1,5 ± 0,25	2,7 ± 0,42	<0,0001
Навантаження від листової пластинки, кн.	0,5 ± 0,20	2,5 ± 0,89	<0,0001
Коефіцієнт жорсткості, Нм ⁻¹	1,2 ± 0,94	6,9 ± 4,63	0,0022
Модуль пружності, ГН м ⁻²	0,2 ± 0,06	1,1 ± 0,32	<0,0001

У місцях природного зростання *A. saccharinum* є піонерним видом, а *A. pseudoplatanus* — едифікатором кленових дібров. Можна припустити, що роль виду у фітоценозі пов'язана, крім інших біоекологічних особливостей, із біомеханікою листя. Так, види дуба *Quercus*, які зазвичай домінують у фітоценозах і формують тінновий тип світлової структури, мають здебільшого малорухливе жорстке листя на коротких жорстких черешках [14]. Навпаки, піонерні види й ті, що формують освітлену світлову структуру, як і ті, які належать до родів *Betula* чи *Populus*, мають рухливе листя з жорсткою листковою пластинкою та гнучким черешком. Варіації жорсткості листкової пластинки і гнучкості черешка відбивають пластичність будови листя й збільшують можливості пристосування дерева до мінливих умов середовища. Так, гнучкість черешка забезпечує високу ефективність газо- й теплообміну (Ball et al., 1988; Roden, Pearcy, 1993), а разом із жорсткою листковою пластинкою — стійкість до вітрових навантажень [14]. Жорсткий черешок дає змогу утримувати найвигіднішу орієнтацію листкової пластинки стосовно напрямку світлових променів (Smith, Ullberg, 1989). Але в одних і тих самих умовах зростання трапляються види як із жорсткими, так і з гнучкими черешками, що свідчить про зв'язок біомеханіки та біоекологічних особливостей виду. Малорухливе негнучке листя створює значно більше навантаження на гілки під час дії вітру, ніж складне листя або просте з гнучким черешком і жорсткою листковою пластинкою (Niklas, 1999). Тому у відкритих місцях наявність жорсткого листя має компенсуватися або гнучкістю, або, навпаки, — більшою жорсткістю гілок. Жорсткість, у свою чергу, визначається будовою й механічними властивостями деревних волокон та морфологією гілок. З погляду конкуренції найвигіднішим є поєднання малорухливого листя на жорстких черешках із жорсткими гілками, що дає змогу захоплювати простір і пропускати мінімум світла за різноманітних погодних умов.

Висновки

Дія вітру на крону спричиняє зміни освітленості піднаметового простору, ступінь якої різний у досліджених видів. Крона дорослого *A. saccharinum* є розлогою, з видовженими гілками, що вигинаються під власною вагою. Його листя менше за розміром і масою, воно росте на гнучких черешках, що надає йому більшої, порівняно з листям *A. pseudoplatanus*, рухливості. Завдяки гнучкості черешків і гілок під дією вітру забезпечується освітлювальний ефект: до 80 % під наметом *A. saccharinum* й лише до 6 % — під кронами *A. pseudoplatanus*. Як доповнення до просвітів усередині крони цей ефект створює сприятливий світловий режим для розвитку підліску під наметом *A. saccharinum*.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Алексеев В.А. Световой режим леса. — Л.: Наука, 1975. — 225 с.
2. Бельгард А.Л. Лесная растительность юго-востока УССР. — Киев: Изд-во КГУ, 1950. — 263 с.
3. Бельгард А.Л. Введение в типологию искусственных лесов степной зоны // Искусственные леса степной зоны Украины. — Харьков: Изд-во ХГУ, 1960. — С. 33—57.

4. Бельгард А.Л. Степное лесоведение. — М.: Лесн. пром-сть, 1971. — 336 с.
5. Иванько И.А. Экологическая роль световой структуры в формировании лесных культур-биоценозов в степи (средопреобразование, сивльватизация, устойчивость): Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Днепропетров. нац. ун-т. — Днепропетровск, 2002. — 239 с.
6. Целникер Ю.Л. Радиационный режим под пологом леса. — М.: Наука, 1969. — 98 с.
7. Эсау К. Анатомия семенных растений. Кн. 2. — М.: Мир, 1980. — 558 с.
8. Ball M.C., Cowan I.R., Farquhar G.D. Maintenance of leaf temperature and the optimisation of carbon gain in relation to water temperature in a tropical mangrove forest // Austral. Journ. of Plant Physiol. — 1988. — **15**. — P. 263—266.
9. Brüchert F., Gardiner B. The effect of wind exposure on the tree aerial architecture and biomechanics of Sitka spruce (*Picea sitchensis*, *Pinaceae*) // Amer. Journ. of Botany. — 2006. — **93**. — P. 1512—1521.
10. Niklas K.J. Plant biomechanics: an engineering approach to plant form and function. — Chicago: University of Chicago Press, 1992. — 622 p.
11. Niklas K.J. A mechanical perspective on foliage leaf form and function // New Phytolog. — 1999. — **143**. — P. 19—31.
12. Roden J.S., Pearcy R.W. The effect of flutter on the temperature of poplar leaves and its implication for carbon gain // Plant, Cell and Environment. — 1993. — **16**. — P. 571—577.
13. Smith M., Ullberg D. Effect of leaf angle and orientation on photosynthesis and water relations in *Silphium terebinthinaceum* // Amer. Journ. of Botany. — 1989. — **76**. — P. 1714—1719.
14. Vogel S. Leaves in the lowest and highest winds: temperature, force and shape // New Phytolog. — 2009. — **183**. — P. 13—26.
15. Vollsinger S., Mitchell S.J., Byrne K.E., Novak M.D., Rudnicki M. Wind tunnel measurements of crown streamlining and drag relationships for several hardwood species // Canad. Journ. of forest Research. — 2005. — **35**. — P. 1238—49.

Рекомендує до друку
Я.П. Дідух

Надійшла 04.04.2011 р.

М.В. Нецветов

Донецкий ботанический сад НАН Украины

ВЛИЯНИЕ ВЕТРА НА ОСВЕЩЕННОСТЬ ПОДПОЛОГОВОГО ПРОСТРАНСТВА *ACER SACCHARINUM* L. И *A. PSEUDOPLATANUS* L.

Показано, что при действии ветра на кроны клена серебристого и явора их освещенность изменяется в разной степени в зависимости от биомеханики листьев и кроны. Длинные гибкие ветви на периферии кроны и гибкие черешки *Acer saccharinum* обуславливают усиление освещенности подпологового пространства во время ветра (до 7 м/с). В древостое *A. pseudoplatanus* при той же сомкнутости крон и скорости ветра освещенность изменяется незначительно, что связано с большей жесткостью ветвей и черешков. Световое состояние в древостое клена серебристого способствует развитию под его пологом древесно-кустарникового подлеска.

К л ю ч е в ы е с л о в а: древостой, крона, биомеханика, ветер, освещенность, Асер.

M.V. Netsvetov

Donetsk Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine

WIND EFFECT ON LIGHT AVAILABILITY UNDER CANOPY OF *ACER SACCHARINUM* L. AND *A. PSEUDOPLATANUS* L.

Different changes in light transmission under canopies of two maple species depending on biomechanical properties of leaves and branches are shown. Higher light transmission through *Acer saccharinum* crown under wind action (7 m/s) is due to long flexible branches and flexible petioles. Less intensive canopy light in *A. pseudoplatanus* stand under the same wind velocity and crown density can be explained by rigidity of leaves and branches. Brighter light conditions under silver maple allow understory to grow in the silver maple stand.

К e y w o r d s: forest stand, crown, biomechanics, wind, light availability, Acer.