

ФЛОРОЦЕНОТИ ПИРОКОЛИСТЯНИХ ЛІСІВ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Наведені матеріали аналізу систематичної, географічної та екобіоморфологічної структури широколистяних лісів Українських Карпат. Показана специфіка формування типів стратегій домінуючих і головних асоціаторних видів.

Malynovskyi A.K.

Broad-leaf flora coenotype of the Ukrainian Carpathians

Analyzed materials of systematic, geographical and ecobiomorphological structure of broad leaf forests of the Ukrainian Carpathians are given. The peculiarity of forming types of strategies of dominant and main associate species is shown.

Під флороценопом (ФЦП) розумімо сукупності популяцій видів однопотинних фітоценозів, об'єднаних подібністю адаптивних ознак, які утворюють певні еколого-ценотичні спільноти відповідно до природних умов сучасних місцезростань і які властиві природним зональним, поясам або еколого-едафічним категоріям рослинного покриву [5].

ФЦП — умовно виділена однорідна частина рослинного континууму. Основний фактор організації ФЦП — комплекс умов середовища, що зумовлює диференціацію за нішами популяцій і зростання специфічного для нього набору видів в певному кількісному співвідношенні. Диференціацію рослинного покриву на ФЦП визначаємо як наслідок його розчленування на якісно різні елементи. Причиною розчленування системи є зміни її внутрішнього стану і зміни зовнішніх факторів, які визначають напрямки та швидкість цього процесу. В такому розумінні розвиток виступає як внутрішній стан системи, а диференціація — як наслідок [3]. Об'єктом досліджень є надвидові рівні — ФЦП, специфіка яких полягає у формуванні фітосередовища, що створюється певним набором видів та їх співвідношенням. Розподіл популяцій окремих видів за окремими ФЦП та багатофакторний аналіз розподілу дає можливість систематизувати їх за певними ознаками або за набором ознак, зробити висновки щодо історії розвитку, становлення окремих ФЦП та шляхів розвитку флори в цілому.

Широколистяний ФЦП Українських Карпат становить види, поширені в поясі листяних гірських лісів, котрі флорогенетично пов'язані з широколистяними лісами Голарктики та які були вичленовані з мілієнових вічнозелених та листопадних лісів. Широколистяні ліси представляють собою деривати арктотретинних широколистяних лісів, котрі в минулому утворювали суцільний циркумполярний пояс. Протягом плейстоцену і голоцену гірські широколистяні ліси пережили суттєві структурні зміни, що відобразилось на якісному та кількісному складі їх флори. На підставі спорово-пилкового аналізу четвертинних відкладів, багато авторів [1, 4 та ін.] вважають, що на території України жодного разу не було повного зникнення

рослинного покриву, а відбувалася поступова зміна флори від теплолюбного до помірно термофільного типу. Навіть у найнесприятливіші кліматичні періоди плейстоцену на півдні Волино-Поділля, в долині р. Дністер, на Передкарпатті та Закарпатті існували умови для збереження елементів третинного періоду.

Сучасне розповсюдження видів широколистяного ФЦП пов'язано з океанічним та помірно континентальним теплим кліматом. За рівнем видового багатства широколистяний ФЦП значно переважає темнохвойний та інші ФЦП Карпат. Структура його угруповань достатньо різноманітна і залежить від умов середовища та біології едификаторів. У переважній більшості види цього ФЦП вибагливі до багатства ґрунту, надають перевагу гумусним та добре аерованим суглинковим сірим опідзолеваним та бурим, як правило нейтральним, слабокислим та слаболужним помірно вологим ґрунтам. Види широколистяного ФЦП характеризуються мезоморфною структурою, геліосциофітністю, постійністю, переважно європейськими або диз'юнктивними ареалами, наявністю монодомінантних родів та значною питомою вагою неморальних видів. Значна кількість мезотермних видів, що мають добре виражені реліктові риси та пов'язані своїм походженням з тінновими тургайськими лісовими комплексами, у теперішній час відомі з невеликих локалітетів у Західному та Східному Сибіру (*Asarum europaeum* L., *Campanula trachelium* L., *Aegopodium podagraria* L., *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh.) та Далекому Сході (*Milium effusum* L., *Convallaria majalis* L., *Actaea sticata* L., *Polygonatum multiflorum* (L.) All.), Далекому Сході і Індії (*Carpesium cernuum* L.) та ін.

Широколистяний ФЦП розділяється на чотири флороценозити — букову, ялицеву, скельнодубову та звичайнодубову.

Попищення видів, що належить до букової флороценозити, обмежене переважно буковими лісами, що займають пояс в діапазоні 200–1200 м н.р.м. Види букової світи трапляються, а інколи і переважають в корінних, похідних букових та інших листяних, а також створених на їх місці смерекових лісах, часто проникають в пояс дубових лісів. Основним едификатором цієї світи є *Fagus sylvatica* L., як субедификатор в нижньому гірському поясі та передгірських рівнинах виступають *Carpinus betulus* L. та *Quercus robur* L. Флороценозит об'єднує види, що входять в субформації *Fageta sylvaticae*, *Carpineto-Fageta*, *Querceto petraea-Fageta*, *Acereto pseudoplatanae-Fageta*, *Abieto-Fageta* та *Abieto-Piceeto-Fageta*. Нижче наводимо коротку характеристику основних субформацій цієї світи.

Субформація чистих бучин (*Fageta sylvaticae*) поширена переважно на північних схилах Вигорлат-Гутинського та південних схилах Полонинського хребтів у помірній та прохолодній кліматичних зонах, а також на досить значних площах в Передкарпатті, Бескидах, Зовнішніх Гірських, Покутті та Буковині [10]. Вона формується на середньопотужних та потужних буроземних ґрунтах, утворених на осадових породах карпатського флішу, вулканічних породах, трахитах, андезитах та ін., інколи на багатих кальцієм породах (Рахівський масив, Чорногора, Горгани). Ця формація характеризується простою ценотичною структурою та бідним флористичним складом (30–40 видів). Субформація *Carpineto-Fageta* має обмежене поширення в смузі теплої та сухої клімату Буковинського передгір'я, а також Закарпаття (долина Ужа, Латориці та інших рік). Від попередньої відрізняється дещо багатшим флористичним складом. Субформація *Querceto petraea-Fageta* має обмежене по-

ширення, трапляється на південних мегасхилах Вигорлат-Гутинського хребта та на Передкарпатті на добре дренованих схилах південної експозиції в межах висот 200–500 м. Субформація *Acereto pseudoplatanae-Fageta* досить рідкісна, в її складі відмічені *Lunaria rediviva* L. та *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm. (на вапняках). Субформація *Abieto-Fageta* представлена ценотично стабільними деревостанами, які утворюють суцільну смугу вздовж північно-східних схилів від Верхньодністровських та Сколівських Бескидів до Буковини. На Закарпатті поширена у верхній частині басейнів Ужа та Латориці. Субформація *Abieto-Piceeto-Fageta* трапляється на контактних висотних поясах бучин та смеречин (800–1100 м), переважно в Рахівському масиві, північних схилах Полонинського хребта, рідше в Чорногорі та Горганях. До букової світи також належать флористичні комплекси з *Acer pseudoplatanus* L. Ареал цього виду співпадає з ареалом бука. Найбільш поширені яворові ліси на південних макросхилах (1200–1300 м), де утворюють вузьку смугу в букових і дубових лісах у вигляді двох варіантів: азонального скельного на кам'янистих або щебенистих ґрунтах з малопотужним гумусовим горизонтом на вапняках, алевролітах, аргилітах та зонального високогірського біля верхньої межі поширення буку (1250–1350 м), на більш багатих ґрунтах з характерними фагетальними видами. Чисті яворові ліси формуються на південних схилах з малопотужними ґрунтами. Переважають у флорі яворових лісів петрофітні види, що свідчить на користь того, що яворові флористичні комплекси є перехідними між петрофітними і неморальними.

Ялицева флороценовіта віднесена до широколистяного ФЦТ, бо за флористичним складом найбільш близька до букових ценозів. Поширення цієї світи обмежене двома основними масивами: бескидським та буковинським, між якими існує вузька смуга ялицево-букових лісів та трьома невеликими ізольованими ділянками на Закарпатті. Буково-ялицеві ліси (*Fageto-Abieta*) займають понад 60 % площі яличин, поширені переважно на північно-східних макросхилах (400–750 м). Дубово-буково-ялицеві ліси (*Querceto-Fageto-Abieta*) займають незначні площі північно-східного передгір'я (300–500 м). Смереково-буково-ялицеві ліси (*Piceeto-Fageto-Abieta*) займають найвищі висотні рівні цієї формації (500–900 м, рідше 1100 м), поширені в межах природного ареалу ялици. Ялицева флороценовіта охоплює близько 25 % площі широколистяного ФЦТ, розповсюджена переважно на північно-східних макросхилах Карпат, рідше на Закарпатті.

У скельнодубовій флороценовіті об'єднані види дубових мезофітних лісів, утворених *Quercus petraea* L. Для цієї світи характерне нашарування різноманітних генетичних та ценотичних елементів, що формують своєрідний флористичний комплекс, складений з різноманітних флорогенетичних та еколого-ценотичних груп. У скельнодубових флористичних комплексах, поряд з оліготрофними бореальними, зростають неморальні, а також довкола-середземноморські види, наприклад, *Laser trilobum* (L.) Borkh. Поширення обмежене передгірськими районами Закарпаття та Буковини, де сформований висотний пояс дубових та буково-дубових лісів і острівними дубіями Передкарпаття з яскраво вираженими реліктовими рисами — сосново-дубові угруповання в околицях Болехова, Долини, Кутів та Надвірної. Їм властива мала ценотична різноманітність. До складу формації дуба скельного належить субформація *Querceta petraeae*, яка зустрічається на гребенях хребтів,

крутих теплих схилах, на малопотужних кам'янистих ґрунтах. Основні масиви її зосереджені на Закарпатті в межах 200–350 м, рідше на Передкарпатті та Буковині. В її складі часто трапляються південноєвропейські види: *Melica uniflora* L., *M. transsylvanica* Schur., *M. picta* C.Koch., *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Cornus mas* L. та ін. Основні масиви субформації *Carpineto-Querceta petraeae* зосереджені на теплих схилах Вулканічних Карпат і за флористичним складом ближчі до чистих дібров. Субформація *Fageto-Querceta petraea* найбільш поширена серед лісів дуба скельного, утворює вузьку смугу в межах 300–400 м на південному мегасхилі Вулканічного хребта, на Передкарпатті і Буковині відомі окремі фрагменти.

Звичайнодубова світа з *Quercus robur* L. притаманна передгірським районам Передкарпаття та Буковини, значно меншою мірою Закарпаттю, що пов'язано з біологією дуба звичайного, переважно рівнинного виду. В голоцені верхня межа поширення *Quercus robur* L. проходила значно вище, порівняно з сучасною, про що свідчать місцезростання в середньогірському поясі характерних кверцетальних видів (*Carpinus betulus* L. та ін.). Цю світу створює одна формація *Querceta roburis*, у складі якої виділяють такі субформації: *Querceta roburis* — чисті монодомінантні дубові ліси в екстремальних заплавах умов на щільних оглеєних ґрунтах (свіжі, вологі і сирі умови) і які мають незначне поширення; *Carpineto-Querceta roburis* в межах висот 100–350 м на Закарпатті та на потужних дерново-підзолистих ґрунтах на Передкарпатті; *Fageto-Carpineto-Querceta roburis* на Передкарпатті та Буковині; *Carpineto-Fraxineto-Querceta roburis* обмежено поширена в долинах Латориці і Боржави; *Abieto-Querceta roburis* на Передкарпатті та передгірських районах; *Tilieto-Querceta roburis* на Покутті та Буковині (реліктовий варіант); *Alneto glutinosae-Querceta roburis* в заплавах річок.

Систематична і географічна структура. Широколистяний ФЦТ становлять 394 види, які належать до 215 родів та 73 родин. Найчисельнішими родинами є *Asteraceae* (26 видів), *Poaceae* (25), *Rosaceae* (25). Найбагатшими родами є *Carex* (16 видів), *Hieracium* (8), *Viola* (8), *Luzula* (6) та ін. У широколистяному ФЦТ переважають види неморального елементу флори (221 вид), досить велика участь бореальних (97) та неморально-монтанних (65) видів. Участь видів інших елементів флори незначна. За географічним поширенням переважають види євразійського (178) та європейського (146) типів ареалу.

Справжні неморальні види становлять досить значну групу, до якої належать *Acer platanoides* L., *Arctium nemorosum* Lej., *Aremonia agrimonoides* (L.) DC., *Asarum europaeum* L., *Atropa belladonna* L., *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz, *Carex brisoides* L., *C. michelii* Host., *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *Chaerophyllum aromaticum* L., *Circea intermedia* Ehrh., *Corydalis cava* (L.) Schneegg. et Koerte., *Corylus avellana* L. та багато інших. Кількість ендемічних видів у цьому флороценозотипі незначна: *Carduus bicolorifolius* Klok., *Galium polonicum* Blocki, *Larix polonica* Racib., *Melitis melisophyllum* L. subsp. *carpatica* та *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. Понад 60 видів є рідкісними і реліктовими. Це переважно неморальні і бореальні види: *Adoxa moschatellina* L., *Blechnum spicant* (L.) Roth, *Carex depressa* subsp. *transsylvanica* (Schur) Egorova, *C. michelii* Host., *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *C. longifolia* (L.) Fritsch, *Goodyera repens* (L.) R.Br., *Lilium martagon* L., *Lunaria rediviva* L., *Taxus baccata* L. та ін.

Екобіоморфологічна структура. В основу аналізу екобіоморфологічної структури флори покладена лінійна класифікація життєвих форм В.П.Голубева [2], що дає можливість порівнювати та аналізувати групи рослин за будь-якою екобіоморфологічною ознакою та порівнювати екобіоморфологічну структуру ФЦТ. Екобіоморфологічна структура відображає розподіл видів за оцінкою їх реакції на екологічні фактори середовища (температуру, вологість, освітлення, багатство ґрунту та ін.). При цьому слід враховувати, що реакції видів на дію різноманітних екологічних факторів можуть коливатись в значних межах, що залежить від біологічних особливостей, конкурентної здатності виду та конкретних умов місцезростання.

Екобіоморфи є реально існуючі групи організмів, що характеризують всю багатогранність морфологічних, екологічних і біологічних ознак і які мають реально існуючий еколого-еволюційний зміст:

1. Один і той самий вид може бути представленим різними життєвими формами в межах свого природного ареалу;

2. Одна і та ж життєва форма може зустрічатись у далеких у систематичному відношенні таксонах;

3. Співвідношення різних екобіоморф відображає екологічне середовище фітоценозу та відносну перевагу різних адаптацій.

Ці характеристики змінюються за напрямками векторів градієнтів середовища, котрі можна пояснити або передбачити. Все це ускладнює визначення норм реакції рослин на екологічні фактори, у зв'язку з чим використовується відносна шкала норми реакції видів, в котрій останні ранжуються відносно один одного від прийнятої точки відліку [3]. Віднесення видів до тієї чи іншої групи супроводжується певними труднощами як об'єктивного, так і суб'єктивного характеру. Визначення приналежності кожного виду до тієї чи іншої екобіоморфологічної групи відбувається після обстеження конкретних, але, очевидно, далеко не всіх місцезростань. З іншого боку, значна частина європейських видів з широкою екологічною амплітудою в різних частинах ареалу може бути представлена різними екотипами. Виходячи з цього, запропонована екологічна класифікація видів флори є досить відносна, хоча, очевидно, що вона достатньо точно відображає загальну картину розподілу видів за екологічними групами в дослідженій частині їх ареалу.

Переважає більшість видів широколистяного ФЦТ є мезофіти, котрі, разом з гігрозомезофіто-мезофітами та мезофіто-мезоксерофітами, становлять понад 80 % видового складу. Решта видів займають крайні частини спектру — від гідрофітів до мезоксерофітів.

Одним з провідних екологічних факторів, що визначають структуру флори, є відношення видів до багатства ґрунту. За відношенням до багатства ґрунту виділяються чотири головні типи — евтрофи, мезотрофи, оліготрофи та евртрофи, між якими існують перехідні форми. В спектрі розподілу видів за показниками трофності виділяються дві пайчисельніші групи — мезотрофи та евртрофи, котрі разом становлять близько 70 % видового складу.

У поширенні діаспор видів широколистяного ФЦТ виділено 11 типів. Поширення діаспор зрідка носить облігатний характер — це частково автохори і анемохори. У решти видів розповсюдження діаспор має переважно комбінований характер, навіть типові анемохори можуть іноді виступати комбінованими типами — анемо-зоохори (мірмекохори), анемо-гідрохори та ін. Занесення видів широколистяного ФЦТ відбувається за 8 типами, серед яких переважають еп-

томофіли (47 %) та анемофіли (17 %). Ентомофілія є провідним типом занесення. Разом з комбінованими формами (ентомофіл-автогам, ентомофіл-анемофіл та ін.) ентомофільні види становлять 67 % флори.

Переважну більшість видів ФЦТ становлять трав'яні рослини (81.1 %), серед яких переважають полікарпіки. Серед полікарпічних трав домінують стрижнекореневі, мичкуваті та короткокореневі, чисельність котрих у різних флорценозах коливається в межах 56–72 %. Чисельність монокарпиків незначна — 22 види, або 6 % флори широколистяного ФЦТ. Ця група представлена стрижнекореневими, повзучококореневими та триваловеgetуючими однорічними монокарпіками.

У широколистяному ФЦТ, як і у флорі в цілому, переважають гемікриптофіти — 212 видів (54 %), серед яких провідна роль належить стеблевим гемікриптофітам. Наступну за чисельністю групу становлять геофіти (23 %), переважно кореневищні, меншою мірою цибулині та бульбові, чисельність яких особливо висока в лісових ФЦТ. В групі хамефітів (7 % складу широколистяного ФЦТ) найбільш чисельні багаторічні трави та повзучі хамефіти, чагарнички та панівчагарнички, дворічні трави та ін., представлені декількома видами. Кількість терофітів у ФЦТ є також невисокою — 18 видів, або 6 % видового складу. Серед терофітів переважають прямостоячі форми.

Решта видів представлена деревними та чагарниковими формами. Серед деревних форм переважають дерева — 38 видів, в т.ч. дерева-чагарнички 10 видів, а також чагарнички і дерев'янисті ліани (24 і 3 види відповідно).

Ценогічна структура. Кількісний розподіл видів за їх участю в будові фітоценозів характеризує ценогічну структуру. Цей показник проявляється в оцінці еколого-ценогічної амплітуди видів, характеру їх поведінки та ступенем зміни активності. Величину еколого-ценогічної амплітуди можна визначати за набором ФЦТ, в яких трапляється вид. За широтою амплітуди види поділяються на категорії: стенотонні, які трапляються у складі одного ФЦТ, гемістенотонні — двох, гемієврїтонні — трьох-чотирьох, єврїтонні — більше, ніж у чотирьох. Найбільшу кількість стенотонних та гемістенотонних видів відмічено в специфічних альпійському — 46 % та нетрофітному — 67 % ФЦТ. Дещо менший цей показник в субальпійському лучному ФЦТ. Високим показником участі стенотонних видів вирізняється гідрофітний ФЦТ. В післялісовому лучному та лісових ФЦТ переважають гемієврїтонні та єврїтонні види.

Для характеристики участі окремих видів у формуванні ФЦТ перш за все слід проаналізувати склад і функціональне значення домінантів. За участю і значенням домінантів види можна розподілити на групи популяційних фітоценофітів. Під терміном „популяційний фітоценофіт“ розуміємо популяції видів, подібних за своїм значенням у структурі рослинних угрупувань, ступенем впливу на популяції інших видів, формування середовища головних та другорядних синузій. Залежно від факторів середовища та реакції на ці фактори популяційні фітоценофіти можуть змінюватись і в різних ценозах належати до різних категорій. У всіх випадках при визначенні фітоценофіти першочерговим завданням є виявлення їх значення у формуванні синузійної структури та особливостей середовища, які визначають фізіономію фітоценозів. Для ФЦТ Українських Карпат виділені такі фітоценофіти: едифікатори, субедифікатори I, II і III рангів та асектатори.

I. Едифікатори — популяції видів головних синузій, які формують середовище і визначають головні риси угрупувань ФЦТ.

2. Субедифікатори — популяції видів головних синузій, які відіграють другорядну після едифікатора роль. У гетерогенних за складом едифікаторних синузій субедифікатори розподіляються за рангами [6].

3. Асектатори — популяції видів, які можуть часто траплятися в угрупованнях, але нездатні утворювати самостійних синузій і мають незначний вплив на створення фітоценотичного середовища.

Співвідношення та участь доміnantних видів у широколистяному ФЦТ наведено в таблиці 1.

Домінантні властивості найбільш повно проявляються в центрі еколого-фітоценотичного оптимуму виду. Віддалення від центру еколого-фітоценотичного оптимуму, а також в умовах антропогенного впливу, який змінює звичне для домінанта середовище, участь домінанта змінюється. Це означає, що один і той же ценотип у різних умовах може бути представлений різними популяційними ценотипами — хоріонами, для яких у різних умовах відзначались різні типи еколого-ценотичних стратегій (ЕЦС). Типи стратегій відображають здатність популяції протистояти конкуренції та захоплювати той чи інший об'єм гіперпростору ніш, переживати стреси, викликані біотичними чи абіотичними факторами і відображають позицію виду в фітоценозі, характер його взаємин з іншими компонентами [7]. Тип ЕЦС — це генотипічний адапційний комплекс, який формується геномом популяції. Норма реакції і варіації типу ЕЦС можуть значно змінюватись залежно від біологічних особливостей виду і умов середовища. Ними використана класифікація ЕЦС Л.Г. Раменського [8, 9] і Дж.Г.райма [11] з доповненнями та змінами Б.М.Міркина [7].

У більшості з них переважає стратегія S-патієнти, у складі якої, за ознаками норм реакції на абіотичні або фітоценотичні фактори, виділяються дві підгрупи: патієнти екотопічні (S_L) та патієнти фітоценотичні (S_K). Характерні місцезростання типових представників стратегій S_L знаходяться в екстремальних умовах, вони пристосовані до низьких температур, тривалого перебування під сніговим покривом, короткого вегетаційного періоду. У цієї підгрупи об'єми актуальної і фундаментальної екології, як правило, співпадають.

Представники стратегій S_K — це види, які знаходяться під постійним фітоценотичним тиском віолентів, який може бути різним за інтенсивністю і проявляється по-різному залежно від конкретних умов. Типові представники S_K мають особливі фізіологічні та біохімічні пристосування для перебування в умовах сильного затінення чагарниками і високими травами. Усі субедифікатори лісових ФЦТ належать до S_K -стратегії і пристосовані до зростання в умовах сильного затінення.

Стратегії S_L і S_K мають також асектаторні види, при цьому більшість з них належать у лісових ФЦТ до фітоценотичних патієнтів. Стратегію фітоценотичних сезонних і флуктуаційних експлерентів R_L в природних ФЦТ має незначна кількість видів. До них належать ефемероїдні види, постійно присутні в стадії насіння або вегетативних зачатків, які дають спалах розвитку з наступанням сприятливих умов — *Crocus vernus* subsp. *vernus*, *Dentaria glandulosa*, *Leucojum vernum*, *Isophyrum thalictroides* та інші.

Стратегія поведінки кожного виду має чітко виражений індивідуальний характер, вона може змінюватись залежно від екологічної або фітоценотичної ситуації. Первинні типи стратегій в чистому вигляді трапляються досить рідко і характерні для обмеженого числа видів.

Табл. 1. Домінантні види широколистяного флороценотипу Карпат і типи їх стратегій (K — віоленти; S_L — патієнти екотопічні; S_K — патієнти фітоценотичні; R — експлеренти типів; R_L — експлеренти несправжні)

ЕДИФІКАТОРИ	СУБЕДИФІКАТОРИ. РАНГИ	АСЕКАТОРИ
Ранг I: <i>Acer pseudoplatanus</i> (K) <i>Abies alba</i> (K) <i>Carpinus betulus</i> (K- S_K) <i>Fagus sylvatica</i> (K) <i>Quercus petraea</i> (K) <i>Q. robur</i> (K) <i>Tilia cordata</i> (K-S)	Ранг I: <i>Allium ursinum</i> (K); <i>Alnus glutinosa</i> (K-S); <i>Asarum europaeum</i> (K- S_K); <i>Asperula odorata</i> (R- S_K); <i>Athyrium filix-femina</i> (K); <i>Calamagrostis arundinacea</i> (K-S); <i>Carex brisoides</i> (K); <i>Carex pilosa</i> (K); <i>Corylus avellana</i> (K- S_K); <i>Dryopteris austriaca</i> (K); <i>D. filix-mas</i> (K); <i>Frangula alnus</i> (K- S_K); <i>Filipendula vulgaris</i> (K- S_K); <i>Galeobdolon luteum</i> (R- S_K); <i>Impatiens noli-tangere</i> (K- S_K); <i>Ligustrum vulgare</i> (K- S_K); <i>Lunaria rediviva</i> (K- S_K); <i>Luzula luzuloides</i> (K); <i>L. nemorosa</i> (K); <i>Mercurialis perennis</i> (K); <i>Oxalis acetosella</i> (K- S_L); <i>Picea abies</i> (K); <i>Poa nemoralis</i> (K); <i>Pteridium aquilinum</i> (K); <i>Rubus caesius</i> (K- S_K); <i>R. hirtus</i> (K- S_K); <i>Stellaria holostea</i> (R); <i>Swida sanguinea</i> (K- S_K); <i>Vaccinium myrtillus</i> (K- S_L); <i>Vinca minor</i> (K- S_K) Ранг II: <i>Adenostyles alliariae</i> (K- S_K); <i>Aposeris foetida</i> (R- S_K); <i>Cardamine glanduligera</i> (K- R_L); <i>C. bulbifera</i> (K- R_L); <i>Carex montana</i> (K- S_K); <i>Deschampsia caespitosa</i> (K); <i>Glechoma hirsuta</i> (R- S_K); <i>Hedera helix</i> (K- S_K); <i>Lunaria rediviva</i> (K); <i>Luzula nemorosa</i> (K); <i>Melica uniflora</i> (K-S); <i>Mercurialis perennis</i> (K); <i>Myricaria germanica</i> (K); <i>Peltastis albus</i> (K- S_K); <i>Phlegmaria connectilis</i> (K); <i>Phleum phleoides</i> (K); <i>Phyllitis scolopendrium</i> (K- S_K); <i>Polystichum aculeatum</i> (K); <i>P. lonchitis</i> (K); <i>Scopolia carniolica</i> (K- S_K); <i>Symphitum cordatum</i> (K- S_K); <i>Taxus baccata</i> (K- S_K); <i>Urtica dioica</i> (R- S_K). Ранг III: <i>Festuca altissima</i> (K- S_K) — ?; <i>Isophyrum thalictroides</i> (R- R_L); <i>Leucojum vernum</i> (R- R_L); <i>Matteuccia struthiopteris</i> (K); <i>Oxalis acetosella</i> (K); <i>Telekia speciosa</i> (K- S_K)	<i>Aconitum moldavicum</i> (K) <i>Adenostyles alliariae</i> (K) <i>Allium ursinum</i> (K) <i>Ajuga genevensis</i> (R) <i>A. reptans</i> (R) <i>Asarum major</i> (K) <i>Ceratoglossa monogyna</i> (K) <i>Daphne mezereum</i> (K) <i>Doronicum austriacum</i> (K) <i>Galeobdolon luteum</i> (R) <i>Gentiana asclepiadea</i> (K) <i>Homogyne alpina</i> (K) <i>Lonicera nigra</i> (K) <i>L. xylosteum</i> (K) <i>Maianthemum bifolium</i> (R- S_K) <i>Melittis melisophyllum</i> (K) <i>Polygonatum verticillatum</i> (K) <i>Ribes alpinum</i> (K) <i>Rosa canina</i> (K) <i>Rubus idaeus</i> (K) <i>Sambucus racemosa</i> (K) <i>Spirea ulmifolia</i> (K) <i>Stachys sylvatica</i> (R) <i>Viola odorata</i> (R)

Не менший інтерес має вивчення вторинних типів стратегій, поява яких зумовлена антропогенними змінами умов середовища. В угрупованнях після-лісового лучного ФЦТ часто відбуваються неспрямовані вторинні сукцесії, викликані надмірним випасом та сінокошенням, що часто призводить до зміни структури рослинного покриву.

Головною причиною виникнення вторинних стратегій є надмірний випас, що призводить до втрати загальних запасів фітомаси, зниження інтенсивності біогеохімічних циклів, зміни механічного складу ґрунтів, їх водного режиму, співвідношень між нагромадженням та розкладом підстилки, складом мікро- і макроелементів. Зміни рослинного покриву, що проявляються у розширенні площ вторинних фітоценозів, призводять до значних коливань температури повітря і ґрунту, розподілу опадів та снігового покриву, випаровування та ін. Такі зміни комплексу екологічних факторів спричиняють появу у едифікаторних видів вторинних типів стратегій. В таких випадках виникають зміни віолентності едифікаторів, котрі ведуть до утворення вторинних типів стратегій — KS, KR.

KS — виникає у більшості видів високотрав'я після знищення первинних відкритих оселищ з ґрунтами, багатими на поживні речовини, та розвитку локальних популяцій або клонів у більш замкнутах фітоценозах — стелюхах, криволісся та лісах з сильним затіненням і бідними щербенистими ґрунтами. Такий тип стратегії виявлений у *Adenostyles alliariae*, *Calamagrostis villosa*, *Centaurea maramarosiensis*, *Cirsium waldsteinii*, *Scopolia carniolica*, *Petasites kablikianus* та інших.

KR — виникає у небагатьох видів, які мають суттєве значення в антропогенних сукцесіях. Види, які можуть набувати цей тип стратегії, характеризуються значною насіннєвою продуктивністю і досить легко займають звільнений простір, інтенсивно розмножуються вегетативним шляхом. Типовими представниками цієї стратегії є *Alnus viridis*, *Nardus stricta*, *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia caespitosa*, *Agrostis tenuis*, *Festuca rubra* та ін., що утворюють вторинні фітоценози на місці хвойних і листяних лісів, стелюхів, високотрав'я, рододендронників та інших первинних угруповань.

За напрямками зміни активності види розділяються на групи: експансивні, стабільні, реліктові та згасаючі [3]. Аналіз флори карпатських ФЦТ за цими параметрами показав, що в усіх ФЦТ переважають експансивні та стабільні види. Роль, яку відіграють ці види у різних ФЦТ неоднакова. Пропорції між кількістю згасаючих і реліктових видів, експансивних та стабільних видів для петрофітного ФЦТ (петрофітна кальцефільна світа) сягає значення 7,2, в той час як для трав'яних ФЦТ цей показник < 1.

Висновки. Широколистяний ФЦТ Українських Карпат відзначається значною гетерогенністю, яка проявляється за результатами аналізу систематичного складу, географічного поширення, екобіоморфологічної та ценотичної структури.

Широколистяний ФЦТ складають 394 види, які належать до 215 родів та 73 родин. Пропорція родина—рід—вид складає 1:2,9:5,4, тоді, як в цілому для Карпат цей показник становить 1:5,9:18,1. Види цього ФЦТ належать до трьох типів ареалу (голарктичного, євразійського та європейського) і 38 груп поширення.

Переважають види європейського та євразійського типів ареалу, які разом складають 82 % видового складу.

Екобіоморфологічна структура ФЦТ залежить від екологічних умов еко-тонів, які займає конкретний ФЦТ. Гетерогенність проявляється при аналізі екобіоморфологічної структури, де за відношенням до вологості ґрунту виділено 7, трофічності — 7, поширення діаспори — 11, оніщення — 8 типів. Дослідженням життєвих форм виявлено 5 основних форм та 3 перехідних, які проявляються у різних типах місцезростань. Високий рівень диференціації екобіоморф і життєвих форм свідчить про екологічну сміливість широколистяного ФЦТ.

В широколистяному ФЦТ виділено 7 едифікаторів та 59 субедифікаторів різних рангів, значна частина яких є індикаторами лісорослинних умов. Ознаки первинних типів стратегій добре виявляються у частині едифікаторів і головних асектаторів. Переважно ж спостерігаються вторинні типи стратегій (KR, KS, SK, SR), які проявляються у різноманітних типах середовища і які характеризують стан популяції в конкретних умовах.

Література

1. Артюшенко А.Т., Аран Р.Я., Безусько Л.Г. История растительности западных областей Украины в четвертичном периоде. — К.: Наук. думка, 1982. — 136 с.
2. Голубев В.П. Принципы построения и содержания линейной системы жизненных форм покрытосемянных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1972. Вып. 7. — № 6. — С. 84 — 136.
3. Дилух Я.П. Растительный покров горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана). — К.: Наук. думка, 1992. — 256 с.
4. Зеров Д.К. Нарис розвитку рослинності на території УРСР у четвертинному періоді на основі палеоботанічних досліджень // Ботан. журн. АН УРСР. — 1952. — 9. — № 4. — С. 5—19.
5. Малиновский А.К. Монтанный элемент флоры Украинских Карпат. — К.: Наук. думка, 1991. — 240 с.
6. Малиновський К.А. Рослинність високотрав'я Українських Карпат. — К.: Наук. думка, 1980. — 277 с.
7. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. — М.: Наука, 1985. — 136 с.
8. Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. бот. — 1935. — № 4. — С. 25—42.
9. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — М.: Сельхозгиз, 1938. — 615 с.
10. Стойко С.М., Одиак Я.П. Буковые леса // Украинские Карпаты. Природа. — К.: Наук. думка, 1988. — С. 72—77.
11. Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. — Chichester, New York: John Wiley & Sons, 1979. — 222 s.