

ЕКОЛОГО-ЦЕНОТИЧНА ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ ДЕРЕВНО-ЧАГАРНИКОВОЇ РОСЛИННОСТІ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Дослідження еколого-ценотичної диференціації, закономірностей формування та висотного розподілу рослинного покриву необхідне для виявлення рівня синтаксономічної різноманітності, вирішення ряду прикладних проблем і охорони природи.

Еколого-ценотична диференціація рослинного покриву відбувається під вектором змін факторів середовища – геоморфологічних, кліматичних, едафічних, гідрологічних, які особливо сильно проявляються в гірських країнах.

Кліматична зональність Карпат лише в загальних рисах відображає закономірності висотних змін температурних режимів. Межі термічних зон пов'язані з абсолютними висотами, але в умовах складної морфоструктури Карпат вони не завжди співпадають з поясами рослинності, хоча саме рослинність є головним фізіономічним відображенням поясистості клімату. Складні орографічні умови створюють численні кліматичні варіанти інсоляції та мозаїчності рослинності і порушують закономірності її висотного розподілу. Крім того, висотний розподіл рослинності у кожному фізико-географічному районі Карпат має свої особливості.

Нерівномірність поясистості проявляється не тільки на різних експозиціях головних хребтів, але і на другорядних хребтах і схилах, що залежить від їх захищеності від вітру головними хребтами, експозиції та ін. Значну роль у розподілі рослинності відіграють форми рельєфу – різного походження западини і улоговини в яких нагромаджується волога, долини гірських водостоків та долини річок.

Грунтовий покрив Карпат сформований в умовах складної диференціації ґрунтоутворних порід, рельєфу і рослинності. Залягання типів ґрунтів вздовж основних хребтів і їх багаторазове чергування зумовило смугастість і мозаїчність ґрунтів, існування локалітетів однакових ґрунтових виділів на різних висотних рівнях (Мілкіна, 1988), що також є однією з причин порушення зональності рослинності.

Еколого-ценотична диференціація визначається впорядкуванням угруповань за ознакою змін умов середовища, що відображається у вигляді ординації. Нами здійснена спроба пояснити розподіл угруповань за складом домінантів деревного і трав'яного ярусів. Угрупування розміщуються за напрямками змін головних факторів середовища – гідрологічного і термічного режимів та трофності едафотопу.

Порівнювалися тільки домінантні види. По вісі ординат розміщені домінанти, що визначають формацію, по вісі абсцис – домінанти трав'яного ярусу. Утворені стовпці і рядки впорядковувались відносно один одного за подібним складом домінант.

Основою для створення ординаційної матриці були матеріали дослідження лісових флороценотичних комплексів Карпат та чисельні літературні джерела (Генсірук, 1957, 1964; Герушинський, 1957; Шевченко, 1964; Комендар, 1966; Голубець, 1978; Малиновський, 1980; Мілкіна 1983, а,б, 1985, а,б, 1987, 1990; Стойко, 1969, 1993; Косець 1971; Мякушко, 1971 та ін.)

Узагальнена схема висотного розподілу деревно-чагарникової рослинності (рис 1.) відображає загальні закономірності висотного розподілу формацій і суб-формацій (якщо такі виділяються).

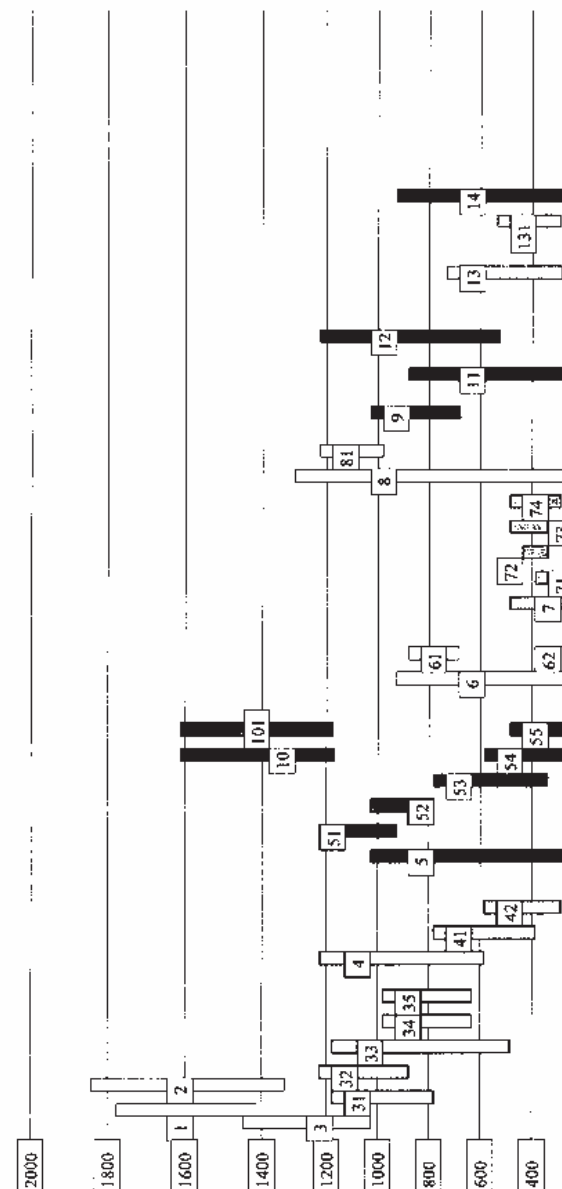


Рис. 1. Висотний розподіл деревно-чагарникової рослинності і субформацій Українських Карпат. Умовні позначення:

1. Pineta mugo 2. Alneta viridis. 3. Piceteta abietis. 31. Cembra-Piceteta 32. Fageto-Piceteta 33. Abieto-Piceteta 34. Abieto-Fageto-Piceteta 35. Fageto-Abieto-Piceteta 4. Piceteto-Fageto-Abieta albae 41. Fageto-Abieta 42. Querceto-Fageto-Abieta 5. Fageta sylvaticae 51. Piceteto-Abieto-Fageta 52. Abieto-Piceteto-Fageta 53. Abieto-Fageta 54. Querceto-Fageta 55. Carpineto-Fageta 6. Querceto-petraea 61. Abieto-Querceta 62. Fageto-Querceta 7. Querceta robur 71. Carpineto-Quercetum 72. Abieto-Quercetum 73. Fageto-Carpineteto-Querceta 74. Alneta glutinosae-Querceta 8. Acereta pseudoplatanae 81. Fageto-Acereta 9. Pineta sylvestris 10. Pineta cembrae 101. Piceteto-Cembra 11. Betuleta pendulae. 12. Alneta incanae 13. Alneta glutinosae 131. Querceto-Alneta 14. Saliceta

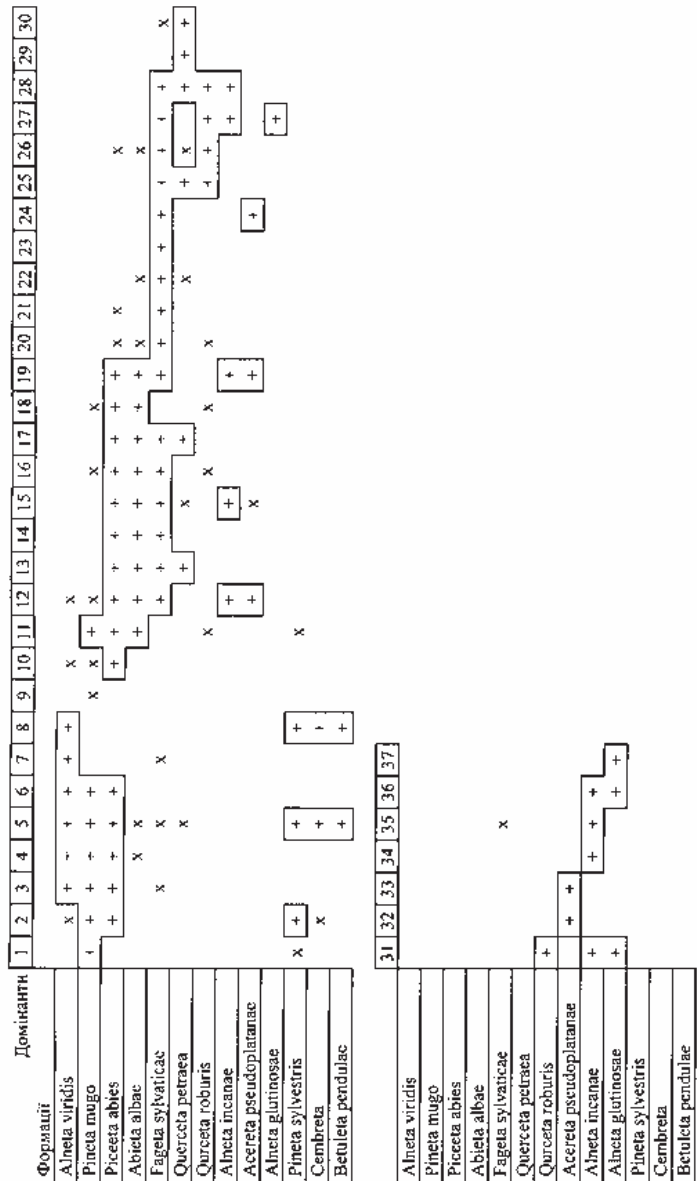


Рис. 2. Матриця розподілу угруповань деревно-чагарникової рослинності Українських Карпат: (+) – едифактори корінних, (x) – похідні угруповань. Домінанти трав'яного ярусу: 1. *Cetraria islandica*, 2. *Sphagnum* sp. 3. *Calamagrostis villosa*, 4. *Calamagrostis arundinacea*, 5. *Vaccinium myrtillus*, 6. *Athyrium distentifolium*, 7. *Adenostyles alliariae*, 8. *Senecio nemorensis*, 9. *Rhododendron myrtifolium*, 10. *Luzula sylvatica*, 11. *Hylocomium splendens*, 12. *Athyrium filix-femina*, 13. *Luzula luzuloides*, 14. *Dryopteris filix-mas*, 15. *Mercurialis perennis*, 16. *Oxalis acetosella*, 17. *Carex pilosa*, 18. *Polytrichum commune*, 19. *Petasites albus*, 20. *Galeobdolon luteum*, 21. *Stellaria nemorum*, 22. *Dentaria glandulosa*, 23. *Symphytum cordatum*, 24. *Lunaria rediviva*, 25. *Hedera helix*, 26. *Asperula odorata*, 27. *Carex brisoides*, 28. *Allium ursinum*, 29. *Poa nemoralis*, 30. *Melica uniflora*, 31. *Filipendula denudata*, 32. *Phyllitis scolopendrium*, 33. *Scorpolia camiolica*, 34. *Matteuccia struthiopteris*, 35. *Salvia glutinosa*, 36. *Caltha palustris*, 37. *Juncus effusus*.

Розподіл угруповань і співдомінант асоціацій за всіма координат відображає головні закономірності зміни дії і інтенсивності екологічних факторів (рис. 2). Утворений по вісі ординат ряд від сланикових формацій *Pineta mugi* і *Alneta viridis* до формацій *Betuleta pendulae* відображає загальну зміну висотної поясності і гідротермічного режиму.

Вершину рисунку займають субальпійські сланникові формації з потужними домінантами – оліготрофним *Pinus mugo* та олігомезотрофним *Alnus viridis*. Сланники мають три спільні домінанти трав'яного ярусу, які заміщаються з різною висоти *Calamagrostis villosa* (Chaix) J.F.Gmel., *Vaccinium myrtillus* L. та *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz. Кунічник виступає домінантом у вільшнях і сосняках на верхній межі їх поширення – в оліготрофних умовах місцезростань, як на крутих, так і пологістих схилах на межі контакту з альпійськими ценозами. Чорниця домінує в сосняках на значних площах у середній смузі заростей сосни, на бурих оліготрофних торф'янисто-підзолистих ґрунтах. У вільшнях чорничниця транляється на обмежених площах на межі контакту з смерековими лісами, але в подібних екологічних умовах. Безщитник домінує в обох сланникових формаціях на контакті зі смерековими лісами в евтрофно-мезотрофних умовах.

У специфічних оселищах – на скелястих схилах і розсипищах тільки в сосняках домінантом виступає *Cetraria islandica* (L.) Ach., а у більш сухих місцях разом з цетрарією домінує *Vaccinium vitis-idaea* L. В улоговинах, сідловинах, днищах льодовикових котлів з глибокими торфовими ґрунтами формуються сфагнові сосняки.

Тільки у вільшнях в евтрофних місцезростаннях верхньої межі лісу на добре розвинутих гумусних ґрунтах домінантами трав'яного ярусу є неморально-монтанний вид *Senecio nemorensis* L. subsp. *fuchsii* Ledeb та монтанний *Adenostyles alliariae* (Gouan) A.Kerner.

У смерекових лісах нараховують 13 домінантів трав'яного покриву. Спільними домінантами з сланиками є *Sphagnum girgensohnii*, *Callamagrostis villosa*, *Vaccinium myrtillus* та *Athyrium distentifolium*. Особливе місце серед них посідають угруповання *Piceetum luzulorum sylvaticae* – специфічні фітоценози з низькою повнотою і добре розвинутих трав'яним ярусом, розповсюджені на верхній межі смерекових лісів на оглеєних буроземних ґрунтах. Тільки в цих умовах домінантом трав'янистого ярусу виступає європейсько-кавказький бореально-монтанний вид *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin.

Смерекові субори (*Piceetum myrtillosum*) формуються на верхній межі поширення смерекових лісів. Залежно від екологічних умов утворюються два варіанти – вологий мезотрофний (сурамені) на бурих і темно-бурих лісових ґрунтах і вологий оліго-мезотрофний (смерекові субори) на кам'янистих схилах або кам'янистих, часто торф'янистих буроземних ґрунтах. Переважно у приполонинній смузі поширені угруповання асоціації *Piceetum athyriosum distentifolii* (сирі сурамені), хоч вони трапляються і набагато нижче в місцях з високою вологістю ґрунту. Угруповання асоціації *Piceetum myrtillosum-calamagrostidosum* (*villosae*), яким властивий розріджений деревний ярус, поширені мозаїчно у специфічних умовах місцезростань – гребенях невеликих інсольованих хребтів.

Вологі рамені (*Piceetum sphagnosum*) вирізняються мозаїчним поширенням на локальних ділянках з перезволоженими ґрунтами на різних висотних рівнях, а *Piceetum oxalidosum* є азональними угрупованнями поясу смерекових лісів. Най-

частіш *Oxalis actosella* L. виступає домінантом у змішаних лісах субформації *Fageto-Abieto-Piceetum*, *Abieto-Fageto-Piceetum* та *Fageto-Piceetum*.

За флористичним складом ялицеві ліси (*Abieta albae*) найбільш наближені до букових лісів, але за домінантами трав'яного ярусу займають проміжне становище між буковими і смерековими лісами.

Найбагатші за флористичним складом і ценотично розмаїтіші вологі смереково-букові та буково-смерекові яличники. Вони ж містять найбільшу кількість спільних домінантів зі смерековими і буковими лісами, наприклад *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Mercurialis perennis* L., *Oxalis acetosella*, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. та ін. За багатством місцезростань яличники розділяють на дві групи – евтрофну та оліготрофну. До евтрофної групи належать асоціації *Fageto-Piceeto-Abietum dryopteridosum* (*filix-feminae*), *Piceeto-Fageto-Abietum mercurialidosum*, *Fageto-Piceeto-Abietum oxalidosum* та *Fageto-Abietum oxalidosum*. В оліготрофних та оліго-мезотрофних умовах формуються угруповання асоціацій *Fageto-Piceeto-Abietum luzulozum* (*luzuloides*) та *Fageto-Piceeto-Abietum myrtilloso-hylocomiosum*.

Нарізноманітніші у ценотичному відношенні букові ліси представлені 17 домінантами трав'яного ярусу, які розділяються на три групи: спільні для букових і хвойних лісів, спільні для букових і інших листяних лісів та характерні тільки для букових лісів. У флорогенетичному відношенні найбільш цікаві букові ліси з домінуванням монтанних видів *Dentaria glandulosa* Waldst. et Kit., *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. та *Adenostyles alliariae* (Gouan) A. Kerner.

За багатством місцезростань бучини теж розділяють на дві групи. До першої належать флористично багаті угруповання в евтрофних та евтрофно-мезотрофних місцезростаннях – *Fagetum dentariosum*, *F. caricosum pilosae*, *F. galiosum odoratae*, *F. hederosum*, *Abieto-Fagetum dentariosum*. Другу групу становлять флористично бідні букові ценози оліготрофних та оліго-мезотрофних місцезростань – *Fagetum luzulozum luzuloides*, *Piceeto-Fagetum luzulozum luzuloides*, *P.-F. myrtillozum*. Ці угруповання разом з бучинами маренковими трапляються переважно на верхній межі поширення букових лісів.

Скельнодубові ліси займають незначні площі на крутосхилах і у гірших едафічних умовах, порівняно з буком. Вони поширені переважно в районах з помірно теплим кліматом Закарпаття і Буковини. Монодомінантні дубові ліси трапляються переважно на солярних схилах у мезотрофних і оліго-мезотрофних умовах, де конкурентна здатність бука понижена. Буково-скельнодубові угруповання трапляються на крутосхилах з бідними кам'янистими ґрунтами, де едифікаторна роль бука також знижена.

Яворові ліси (*Acereta pseudoplatani*) представлені у вигляді змішаних угруповань і утворюють вузьку смугу в поясі дубово-букових та на верхній межі поширення букових лісів, переважно на південних схилах, де знижена конкурентна здатність бука. Формація представлена двома екологічними варіантами – зональним і азональним. Зональний варіант формується на верхній межі поширення букових лісів у сухих умовах місцезростань, де співдомінантом виступає *Athyrium filix-feminae* (L.) Roth. Азональний варіант формується на скелястих схилах, кам'янистих і щебенистих ґрунтах, де конкурентна здатність бука знижена (*Aceretum lunariosum*, *A. phylitidis scolopendridiosum*).

Клейко- і сіровільхові ліси (*Alneta glutinosae*, *A. incanae*) належать до долинорічкового флороценотипу і у флористичному відношенні є багатими угрупо-

ваннями. Їх місцезростання пов'язані з сильно зволженими (мокрими і сирими), часто з застійними водами, що залягають близько до поверхні ґрунту, евтрофними і мезотрофними умовами.

Alnus glutinosa створює, як правило, монодомінантні угруповання, зрідка з *Alnus incana* та *Picea abies*. У трав'яному ярусі переважають гігомезофітні та гіпрофітні види *Filipendula vulgare* Moench, *Caltha palustris* L., *C. laeta* Schott., Nym. et Kotschy та ін. Більш поширені сіровільхові ліси, які кліматично заміщують клейковільхові, зберігаючи значну частину трав'яних домінантів.

Збережені острівні соснові ліси (*Pineta sylvestris*) мають яскраво виражений реліктовий характер. В Карпатах соснові ліси найчастіше трапляються на північносхідних макросхилах, де вони приурочені до твердих пісковиків ямненської та вигодської світ, рідше трапляються незначними вкрапленнями на Закарпатті. Їх місцезростання пов'язані з малородючими, кам'янисто-щебенистими, нерозвинутими буроземними ґрунтами, кам'янистими розсипами та верховими болотами, де сосна є більш життєздатною, порівняно з буком, смерекою і ялицею. Соснові ліси субформації *Pineta sylvestris* розповсюджені переважно на південних схилах, на кам'янистих розсипах (греготях) або на оліготрофних сфагнових болотах. У цих умовах іноді формуються змішані сосново-березові угруповання. Ліси субформації *Piceeto* – *Pineta sylvestris* формуються в більш багатих ґрунтових умовах, на менш скелетних і менш заболочених ґрунтах. Ці угруповання нестабільні і в більш сприятливих умовах сосна витісняється смерекою.

Березняки (*Betuleta pendulae*) представлені двома різними у філценогенетичному плані угрупованнями – корінними та похідними. Корінні угруповання розповсюджені на кам'янистих розсипах (греготях), де вони збереглися з льодовикового періоду і мають яскраво виражений реліктовий характер. Найбільші їх масиви, часто з сосною звичайною, горобиною, вільхою сірою відомі в Горганах, дещо менші в Бескидах в межах висот 500–900 м. Похідні березняки виникають на місці згарищ, на еродованих схилах, і є, як правило, недовготривалими угрупованнями.

Кедрові ліси (*Pineta cembrae*) займають в Карпатах коло 100 га на торф'янисто-сильнопідзолистих скелетних ґрунтах на верхній межі поширення лісової рослинності. Формуються вони переважно на південних крутих схилах, на твердих силікатних породах з слабо розвинутими ґрунтами.

Висновки

За допомогою аналізу еколого-ценотичної диференціації деревно-чагарникової рослинності Карпат виявлені як континуальність, так і дискретність рослинного покриву. Через перекривання еколого-ценотичних амплітуд видів створюється картина неперервності рослинного покриву, яка виявляється у висотному заміщенні. В той же час доволі чітко проявляється його дискретність:

- рослинні угруповання одного типу едифікаторів і подібного флористичного складу трапляються на різних висотних рівнях, але у наближених екологічних умовах. Цим створюється складна мозаїчна структура рослинного покриву, яка не завжди співпадає з висотною зональністю рослинності;
- співдомінантні види – домінанти трав'яного вкриття, виступають у цій ролі в конкретних умовах, зумовлених певними екологічними факторами;

• зміни рослинного покриву проявляються в безперервності за такими показниками, як проективне покриття, ступені постійності видів та популяційними параметрами. Відображення через ординацію закономірностей диференціації за домінантними і співдомінантними видами може слугувати прогностично матрицею. Теоретично ординаційний малюнок мав би мати цілісне зображення. Наявність "вікон" може означати, що виявлені далеко не всі угруповання, де співдомінантами виступають перелічені види.

Література.

1. Генсирук С.А. Ельники восточных Карпат. – Львов: Изд-во Львов. лесотех. ин-та, 1957. – 128 с.
2. Генсирук С.А. Ліси Українських Карпат та їх використання. – К.: Урожай, 1964. – 286 с.
3. Герушинский З.Ю. Классификация лесорастительных условий Покутско-Марма-рошских Карпат// Зап. Харьк. с-х ин-та. – 1957, вып. 41. – С. 25–68
4. Голубец М.А. Ельники Украинских Карпат. – К.: Наук. думка, 1978. – 284 с.
5. Гринь Ф.О. Хвойні ліси// Рослинність Закарпатської області УРСР. – К.: Вид-во АН УРСР, 1954. – С. 61–81.
6. Дидух Я.П. Растительный покров горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана). – К.: Наук. думка, 1992. – 256 с.
7. Комендар В.И. Форпосты горных лесов. – Ужгород: Карпаты, 1966. – 204 с.
8. Косець М.І. Букові ліси// Рослинність УРСР. Ліси. – К.: Наук. думка, 1971. – С. 137–177.
9. Малиновський К.А. Рослинність високогір'я Українських Карпат. – К.: Наук. думка, 1980. – 287 с.
10. Милкина Л.И. Об экологии и распространении пихтовых лесов в Украинских Карпатах в связи с задачей их картирования и восстановления// Ботан. журн. – 1983, 68, № 4. – С. 503–513.
11. Милкина Л.И. Экологические особенности и распространение коренных пихтово-еловых лесов в Украинских Карпатах// Лесоведение. – 1983, № 2. – С. 3–10.
12. Милкіна Л.І. Ценози формаций *Alnetum glutinosae* в Українських Карпатах// Укр. ботан. журн. – 1985, 42, № 3. – С. 92–94.
13. Милкина Л.И. Мезоструктура коренного лесного покрова бассейна р. Прут (Украинские Карпаты) и закономерности ее формирования// Ботан. журн. – 1985, 70, № 9. – С. 1167–1176.
14. Милкіна Л.І. Асоціації листяних лісів Українських Карпат// Укр. ботан. журн. – 1987. – 44, № 6. – С. 36–38.
15. Милкина Л.И. Коренные леса северо-восточного макросклона Украинских Карпат. – Автореф. дис.... докт. биол. наук. – К.: 1988. – 40 с.
16. Милкіна Л.І. Категоризація та закономірності поширення рідкісних природних хвойних лісових угруповань північно-східного макросхилу Українських Карпат// Укр. ботан. журн. – 1990, 47, №1. – С. 75–80.
17. М'якушко В.К. Грабово-букові ліси// Рослинність УРСР. Ліси. – К.: Наук. думка, 1971. – С. 178–183.
18. М'якушко В.К. Дубово-букові ліси// Рослинність УРСР. Ліси. – К.: Наук. думка, 1971. – С. 183–189.
19. М'якушко В.К. Ялицево-букові ліси// Рослинність УРСР. Ліси. – К.: Наук. думка, 1971. – С. 189–193.
20. Стойко С.М. Дубовые леса Карпатской горной системы: Автореф. дис.... д-ра. биол. наук. – Киев, 1969. – 56 с.
21. Стойко С.М. Чисті смерекові ліси// Природа Карпатського національного парку. – К.: Наук. думка, 1993. – С. 99–103.
22. Шевченко С.В. Реліктові насадження сосни звичайної в Горганах// Охороняйте рідну природу. – К.: Урожай, 1964. – С. 56–68.

ЛІСІВНИЦТВО І ФІТОЦЕНОЛОГІЯ: ПАРАЛЕЛІ І ПЕРСПЕКТИВИ

Наведено огляд розвитку лісівничих і фітоценологічних досліджень, накреслені перспективи застосування у лісівництві флористичних і флороценологічних напрямків.

Всесоюзна конференція з лісової типології, яка відбулася у Москві в 1950 р., замість консолідації й об'єднання різних типологічних напрямків, чітко розділила їх на систему типів лісу в розумінні В.М.Сукачова [21] та систему лісорослинних умов в розумінні П.С.Погребняка [18]. Прийняте рішення, незважаючи на спільність завдань і відсутність глибоких принципових розбіжностей між обома напрямками, розділила типологів на "лісівників" і "фітоценологів". З часом розподіл поглиблювався, позбавивши типологічні напрямки єдності, необхідної для розв'язання спільних завдань, які стояли перед лісівничою наукою та фітоценологією.

Необхідно віддати належне системі лісорослинних умов П.С.Погребняка. Вона виявилась не лише зручною для використання у практиці, але і глибоко обґрунтованою екологічно. Як вказував сам автор, вона охоплює широку різноманітність лісів завдяки її побудові на основі інтегральної оцінки – трюфності і гігрогенного заміщення. Тому едафічна сітка користується популярністю у лісівників й ефективно застосовується в лісовій практиці. Незважаючи на те, що сітка побудована, для умов Полісся і Лісостепу, вона успішно використовувалась і в гірських умовах Карпат. На жаль, ця класифікація розроблена лише для лісової рослинності. Спроби удосконалення й застосування цієї класифікації для нелісових типів рослинності не знайшли широкого визнання.

Для характеристики таксономічних одиниць рослинності у фітоценологічних класифікаціях використовують насамперед ознаки самої рослинності: життєві форми едифікаторних видів, структуру фітоценозів, їх флористичний склад. Про екологічні фактори угруповань судять переважно за складом самої флори, або лише за деякими екологічними факторами.

Незважаючи на широке застосування обох класифікацій в республіках колишнього СРСР, вони не знайшли визнання у європейських та інших країнах світу. Класифікація П.С.Погребняка розроблена лише для лісової рослинності, класифікація В.М.Сукачова, незважаючи на її універсальність, має ряд недоліків, на які звернув увагу ще сам П.С.Погребняк, зокрема на неприродність й ізолюваність її рядів, випадковість просторових і генетичних зв'язків, недостатнє відображення змішаних типів та ін. Подальший розвиток цієї класифікації, її орієнтація переважно на принципи скандинавської школи, призвели до виділення дрібних таксонів, які часто є етапами природних і антропогенних змін корінних фітоценозів, едафічних чи антропогенних стадій розвитку рослинності. Приклади таких типів можна знайти у працях українських геоботаніків, які вивчали ліси Карпат. Так, у складі букових лісів Карпат М.І.Косець [12] виділяв бучини маренкові, розхідниково-маренкові, папоротево-маренкові, зубницево-маренкові, багаторядниково-маренкові, різнотравно-маренкові, які, без сумніву, є однією асоціацією і зарубіжними лісівниками об'єднуються в асоціацію маренкових бучин – *Asperulosum-Fagetum*. Такими ж є асоціації бучини квасеницевої, папоротево-квасеницевої, багаторядниково-квасеницевої, розхідниково-квасеницевої, які належать не