

УДК 581.526.42.+634.0.15

## ЕКОЛОГО-ЦЕНОТИЧНА ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ ЛИСТЯНИХ ЛІСІВ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

А.Малиновський

Державний природознавчий музей НАН України,  
вул. Театральна 18, Львів, 79008,  
E-mail : [museum@ipm.lviv.ua](mailto:museum@ipm.lviv.ua)

Дослідженнями еколого-ценотичної диференціації листяних лісів виявлено як їхню континуальність, так і дискретність. Сформульовано припущення, що ординація закономірностей диференціації угруповань за домінантними й співдомінантними видами може бути прогностичною матрицею.

*Ключові слова:* рослинний покрив, еколого-ценотична диференціація, домінанти, ординація.

Висотний розподіл рослинного покриву в гірських районах зумовлений впливом комплексу екологічних умов – орографічних, геологічних, ґрунтових і кліматичних. Поясність рослинності Карпат лише в загальних рисах відображає закономірності висотних змін температурних режимів. Межі термічних зон пов'язані з абсолютними висотами, проте в умовах складної морфоструктури Карпат вони не завжди збігаються з поясами рослинності, хоча саме рослинність є головним фізіономічним відображенням поясності клімату. Складні орографічні умови створюють числені кліматичні варіанти інсоляції та мозаїчності рослинності й порушують закономірності її висотного розподілу. Крім того, висотний розподіл рослинності в кожному фізико-географічному районі Карпат має свої особливості.

Нерівномірність поясності рослинності виявляється не тільки на різних експозиціях головних хребтів, а й на другорядних хребтах і схилах. Значну роль у розподілі рослинності відіграють форми рельєфу – різного походження западини й улоговини, у яких нагромаджується волога, долини гірських водотоків і річок.

Поширення рослинності пов'язане з ґрунтовим покривом, який сформований в умовах складної диференціації ґрунтоутворних порід і рельєфу. Залягання ґрунтоутворних порід уздовж головних хребтів і їхнє багаторазове чергування зумовило смугастість і мозаїчність ґрунтів, наявність локалітетів однакових ґрунтових виділів на різних висотних рівнях [7], що також є однією з причин порушення зональності рослинності.

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

роди. Рівні синтаксономічної різноманітності угруповань можна інтерпретувати як один із проявів біологічної різноманітності.

Еколого-ценотична диференціація листяних лісів визначена впорядкуванням угруповань за ознакою змін умов середовища, що відображається у вигляді ординації. Ми спробували пояснити розподіл угруповань листяних лісів за складом домінантів деревного й трав'яного ярусів. Угрупування розміщені за напрямками змін головних факторів середовища – гідрологічного й термічного режимів і трофності едафотопу.

Порівнювали тільки домінантні види. На осі ординат розміщені домінанти, що визначають формацію, а на осі абсцис – домінанти трав'яного ярусу. Утворені стовпці й рядки впорядковано один щодо одного за подібним складом домінант.

Основою для створення ординаційної матриці були матеріали дослідження лісових флороценотичних комплексів Карпат і численні літературні джерела [1–9 та ін.].

Узагальнена схема висотного розподілу листяних лісів (рис 1) відображає загальні закономірності висотного розподілу формацій та субформацій (якщо такі виділяють).

Висота над  
рівнем моря, м

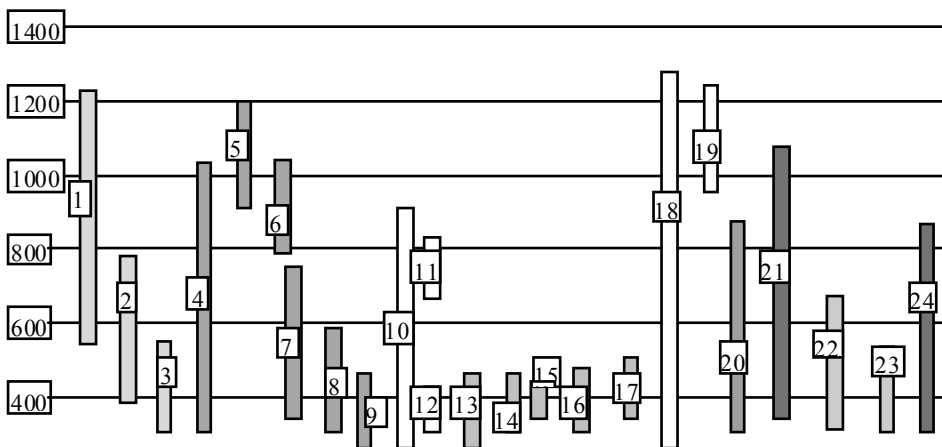


Рис. 1. Висотний розподіл формацій і субформацій листяних лісів Українських Карпат: 1 – *Piceeto-Fageto-Abieta albae*; 2 – *Fageto-Abieta*; 3 – *Querceto-Fageto-Abieta*; 4 – *Fageta sylvaticae*; 5 – *Piceeto-Abieto-Fageta*; 6 – *Abieto-Piceeto-Fageta*; 7 – *Abieto-Fageta*; 8 – *Querceto-Fageta*; 9 – *Carpineto-Fageta*; 10 – *Querceta petraea*; 11 – *Abieto-Querceta*; 12 – *Fageto-Querceta*; 13 – *Querceta roburis*; 14 – *Carpineto-Quercetum*; 15 – *Abieto-Quercetum*; 16 – *Fageto-Carpineto-Querceta*;

17 – *Alneto glutinosae-Querceta*; 18 – *Acereta pseudoplatanae*; 19 – *Fageto-Acereta*; 20 – *Betuleta pendulae*; 21 – *Alneto incanae*; 22 – *Alneto glutinosae*; 23 – *Querceto-Alneto*; 24 – *Saliceta*.

Розподіл угруповань і співдомінант асоціацій за осями координат дає змогу виявити головні закономірності зміни екологічних факторів (рис. 2). Утворений на осі ординат ряд від формацій *Abieta albae* до *Alneto glutinosae* відображає загальну зміну висотної поясності й гідротермічного режиму.

Домінанти Формації	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Abieta albae</i>		x	x		x	+	+	+	+	+	+	+	+	x		x			
<i>Fageta sylvatica</i>	x		x	x	x		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Querceta petraea</i>			x					+		x		+				x			+
<i>Querceta roburis</i>						x					x				x				+
<i>Abieta incanae</i>							+			x			+						
<i>Acereta pseudoplatanae</i>							+			x			+						+
<i>Abieta glutinosae</i>							+												
<i>Betuleta pendulae</i>				+		+													
	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31							
<i>Abieta albae</i>	x										x								
<i>Fageta sylvatica</i>	+	+	+			x													
<i>Querceta petraea</i>	x		+	+	+	+													
<i>Querceta roburis</i>	+	+	+	+	+		+	+											
<i>Abieta incanae</i>	+	+	+						+	+	+								
<i>Acereta pseudoplatanae</i>				+															
<i>Abieta glutinosae</i>		+										+	+						
<i>Betuleta pendulae</i>																			

Рис. 2. Матриця розподілу угруповань листяних лісів Українських Карпат. Едифікатори корінних (+) та похідних (x) угруповань. Домінанти трав'яного ярусу: 1 – *Calamagrostis villosa*; 2 – *Calamagrostis arundinacea*; 3 – *Vaccinium myrtillus*; 4 – *Adenostyles alliariae*; 5 – *Senecio nemorensis*; 6 – *Hylocomium splendens*; 7 – *Athyrium filix-femina*; 8 – *Luzula luzuloides*; 9 – *Dryopteris filix-mas*; 10 – *Mercurialis perennis*; 11 – *Oxalis acetosella*; 12 – *Carex pilosa*; 13 – *Petasites albus*; 14 – *Galeobdolon luteum*. 15 – *Stellaria nemorum*; 16 – *Dentaria glandulosa*; 17 – *Symphytum cordatum*; 18 – *Lunaria rediviva*; 19 – *Hedera helix*; 20 – *Asperula odorata*; 21 – *Carex brisoides*; 22 – *Allium ursinum*; 23 – *Filipendula denudata*; 24 – *Poa nemoralis*; 25 – *Melica uniflora*; 26 – *Phyllitis scolopendrium*; 27 – *Scopolia carniolica*; 28 – *Matteuccia struthiopteris*; 29 – *Salvia glutinosa*; 30 – *Caltha palustris*; 31 – *Juncus effusus*.

За флористичним складом ялицеві ліси (*Abieta albae*) найбільше наближені до букових, проте, за домінантами трав'яного ярусу займають проміжне місце між бу-

ковими й смерековими. Ялицеві ліси (евтрофні та мезотрофні) за класифікацією Браун-Бланке належать до асоціації *Fagetum carpaticum*, а тому їх розглядають разом з іншими листяними лісами. Буково-ялицеві ліси (*Fageto-Abieta*) займають понад 60% площі яличин, поширені переважно на північно-східних макросхилах (400–750 м); дубово-буково-ялицеві ліси (*Queceto-Fageto-Abieta*) займають незначні площі північно-східного передгір'я (300–500 м); смереково-буково-ялицеві (*Piceeto-Fageto-Abieta*) – найвищі висотні рівні цієї формації (500–900 м, зрідка 1100 м) й поширені в межах природного ареалу ялиці. Яличники займають близько 25 % площі широколистяних лісів, поширені переважно на північно-східних макросхилах Карпат, рідше на Закарпатті.

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

Найрізноманітніші щодо ценозу букові ліси представлені 17 домінантами трав'яного ярусу, які розділяються на три групи: спільні для букових і хвойних лісів, спільні для букових та інших листяних лісів і характерні тільки для букових лісів. У флорогенетичному плані найцікавіші 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 і евтрофно-мезотрофних місцезростаннях – *Fagetum dentariosum*, *F. caricosum pilosae*, *F. galiosum odoratae*, *F. hederosum*, *Abieto-Fagetum dentariosum*. Другу групу становлять флористично бідні букові ценози оліготрофних і оліго-мезотрофних місцезростань – *Fagetum luzulozum luzuloides*, *Piceeto-Fagetum luzulozum luzuloides*, *P.-F. myrtillozum*. Ці угруповання разом із бучинами маренковими трапляються переважно на верхній межі поширення букових лісів.

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

Яворові ліси (*Acereta pseudoplatani*) представлені у вигляді змішаних угруповань, що утворюють вузьку смугу в поясі дубово-букових і 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 сирих умовах місцезростань, де співдомінантом є *Athyrium filix-feminae* (L.) Roth. Азональний варіант формується на скелястих схилах, кам'янистих і щебенистих ґрунтах, де конкурентна здатність бука знижена (*Aceretum lunariosum*, *A. phylitidi scolopendriosum*).

Клейко- й сіровільхові ліси (*Alneta glutinosae*, *A. incanae*) належать до долино-річкового флороцено типу і флористично є багатими угрупованнями. Їхні місцезростання пов'язані з сильно зволженими (мокрими й сирими), часто із застійними водами, що залягають близько до поверхні ґрунту, евтрофними й мезотрофними умовами.

Вільха клейка (*Alnetum filipendulosum*, *A. calthosum*, *A. incano-glutinosae filipendulosum*, *A. i.-g. variagerbosum*, *A. caricosum brisoides*, *A. juncosum effusii*) утворює, як звичайно, монодомінантні угруповання, зрідка за участю *Alnus incana* та *Picea abies*. У трав'яному ярусі переважають гігромезофітні та гігрофітні види *Filipendula vulgare* Moench, *Caltha palustris* L., *C. laeta* Schott., Nym. et Kotschy та ін. Субформація чистих клейковільхових лісів (*Alneta glutinosae*) вирізняється розвинутим трав'яним покривом із вологолюбних нітрофілів і дубово-вільхових лісів (*Querceto-Alneta glutinosae*) у знижених заплавах терасах із добре розвинутим трав'яним пориттям та домінуванням *C. remota* L.

Більше поширені сіровільхові ліси (*Alneta incanae*), які кліматично заміщують клейковільхові, зберігаючи значну частину трав'яних домінантів. Неморальні гігрофітно-евтрофні комплекси формації вільхи сірої формуються в специфічних екологічних умовах долин річок, у рівнинних і передгірських районах теплої та помірної кліматичних зон у смузі грабово-дубових, дубових і букових лісів, рідше в прохолоднішій смузі букових і хвойних лісів. Бореальні угруповання вільхи сірої (*Alneta incanae*) формуються в долинах річок на бідних супіщаних ґрунтах у межах висот 500–1000 м, рідше 1100–1200 м. Їхня характерна особливість – наявність значної кількості бореальних і монтанних видів. Переважають чисті вільшняки, поширені невеликими ділянками у вологих і сирих типах лісорослинних умов.

Характерними угрупованнями річкових долин є поширені на алювіях нижніх річкових терас і улоговинах із постійними або тимчасовими водотоками несформовані угруповання формацій *Saliceta* (*S. albae*, *S. fragilis*). Угруповання вирізняються спрощеною ценотичною структурою, і, як звичайно, є різними стадіями сукцесій.

Березняки (*Betuleta pendulae*) представлені філценогенетично двома різними угрупованнями – корінними та похідними. Корінні угруповання (*Betuletum myrtu-*

*Ilso-hylocomiosum*) поширені на кам'янистих розсипах (греготах), де вони збереглися із льодовикового періоду й мають яскраво виражений реліктовий характер. Найбільші їхні масиви, часто із сосною звичайною, горобиною, вільхою сірою відомі в Горганах, дещо менші в Бескидах у межах висот 500–900 м. Похідні березняки виникають на місці згарищ, на еродованих схилах, вітровалах, вирубках і є, як звичайно, сукцесійними недовготривалими угрупованнями.

До сукцесійних належать численні похідні угруповання листяних лісів – *Fagetum myrtillosum*, *F. adenostylosum alliariae*, *F. seneciosum nemorensi*, *Quercetum (petraea) myrtillosum*, *Q.(p.) mercurialidosum*, *Q. roburis oxalidosum* та багато інших.

Отже, за допомогою аналізу еколого-ценотичної диференціації рослинності Карпат виявлені як континуальність, так і дискретність рослинного покриву. Через перекривання еколого-ценотичних амплітуд видів створена картина неперервності рослинного покриву, яка виявляється у висотному заміщенні. Водночас доволі чітко виявляється його дискретність:

рослинні угруповання одного типу едифікаторів і подібного флористичного складу трапляються на різних висотних рівнях, проте в наближених екологічних умовах. Цим створюється складна мозаїчна структура рослинного покриву, яка не завжди збігається з висотною зональністю рослинності;

зміни рослинного покриву виявляються у безперервності за такими показниками, як проективне покриття, ступені постійності видів і популяційними параметрами.

Відображення через ординацію закономірностей диференціації за домінантними й співдомінантними видами може бути прогностичною матрицею. Теоретично ординаційний малюнок повинен би мати цілісне зображення. Наявність „вікон” може означати, що виявлені далеко не всі угруповання, де співдомінантами є перелічені види.

1. *Герушинский З.Ю.* Классификация лесорастительных условий Покутско-Мармарошских Карпат // Зап. Харьк. с-х ин-та. 1957. Вып.41. С.25–68.
2. *Косець М.І.* Букові ліси // Рослинність УРСР. Ліси. К.: Наук. думка, 1971. С.137–177.
3. *Малиновський А.К.* Флороценотип широколистяних лісів Українських Карпат // Наук. вісник УкрДЛТУ. Т. 10. № 3. С. 44–53.
4. *Мілкіна Л.І.* Об экологии и распространении пихтовых лесов в Украинских Карпатах в связи с задачей их картирования и восстановления // Ботан. журн. 1983. Т. 68. № 4. С. 503–513.
5. *Мілкіна Л.І.* Ценози формації *Alneta glutinosae* в Українських Карпатах // Укр. ботан. журн. 1985. Т. 42. № 3. С. 92–94.

6. Мілкіна Л.І. Асоціації листяних лісів Українських Карпат // Укр. ботан. журн. 1987. Т. 44. № 6. С. 36–38.
7. Мілкіна Л.І. Категоризація та закономірності поширення рідкісних природних хвойних лісових угруповань північно-східного макросхилу Українських Карпат // Укр. ботан. журн. 1990. Т. 47. № 1. С. 75–80.
8. М'якушко В.К. Грабово-букові ліси. Дубово-букові ліси. Ялицево-букові ліси // Рослинність УРСР. Ліси. К.: Наук. думка, 1971. С. 178–193.
9. Стойко С.М. Дубовые леса Карпатской горной системы: Автореф. дисс. ... д-ра. биол. наук. Киев, 1969. 56 с.

### ECO-COENOTIC DIFFERENTIATION OF TREE-SHRUB COMMUNITY OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS

A. Malynowski

*State Museum of Natural History,  
National Academy of Sciences of Ukraine,  
Teatralna st. 18, L'viv 79008, Ukraine,  
e-mail: museum@ipm.lviv.ua*

The investigations of eco-coenotic differentiation of the tree-shrub community revealed both their continuum and discretion. The supposition that the ordination of the community differentiation regularity by dominant and co-dominant species may serve as a forecasting matrix has been formulated.

*Keywords:* eco-coenotic differentiation, dominants, ordination

Стаття надійшла до редколегії 06.07.2001

Прийнята до друку 17.07.2001