УДК 630 (292.45) + 581.5 + 551.588.7

СУКЦЕСІЙНА ТРАНСФОРМАЦІЯ КОРІННИХ ДЕРЕВНО-ЧАГАРНИКОВИХ ФІТОЦЕНОСИСТЕМ ВИСОКОГІР'Я УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

О. С. Климишин
Державний природознавчий музей НАН України, e-mail: museologia@museum.lviv.net

В динаміці рослинного покриву встановлено елементарну сукцесійну систему, яка визначає перебіг сукцесії в межах території виділу корінної асоціації, і тип сукцесійної системи (циклоценон), що характеризує зміни фітоценозів в межах території корінної асоціації. Наведено графічні моделі сукцесійних систем корінних чагарникових і чагарничкових асоціацій альпійського й первинного субальпійського поясів Українських Карпат. Встановлено, що сукцесійна трансформація корінних гірськососновних и душекієвих асоціацій в ході дигресивно-демутаційних змін відбувається за схемою складних поліциклічних дивергентно-конвергентних циклоценонів. Перебіг сукцесії корінних рододендрових асоціацій визначає форму моноциклічних, а корінних асоціацій чорничників – простих поліциклічних сукцесійних систем.

***Ключові слова**: сукцесія, сукцесійна система, циклоценон, високогір'я.*

Klymyshyn O. S. **Succession transformation of native wood-shrub phytocoenosystems of Ukrainian Carpathian highlands.** *In the dynamics of vegetable cover certain elementary succession system, proper motion of succesion within the limits of territory of distinct of native association, and a type of the succession system (cyclocoenon), proper priseres within the limits of territories of native association. The graphic models of the succession changing of native shrub and bush associations are presented alpine and primary subalpine belts of Ukrainian Carpathians. It is set that succession transformation of Pinus mugo and Duschekia viridis native associations during the digression-demutation changing takes a place in form complicate polycyclic divergence-convergence cyclocoenons. Motion of succesion of native Rhododendron kotschyi associations takes a place in form monocyclic, and native Vaccinium myrtillus associations – simple polycyclic succession systems.*

***Key words:** succession, succession system, cyclocoenon, highlands.*

Вступ

Розроблення наукових засад розв'язання проблеми збереження біотичного різноманіття можливе лише на основі оцінки складу, стану та прогнозування напрямів розвитку регіональної біоти. У цьому зв'язку, в рослинному покриві карпатського високогір'я, де зосереджена найбільша кількість рідкісних, реліктових та ендемічних видів і угруповань, особливої актуальності набувають дослідження сукцесійних процесів, які є одним із дієвих механізмів впливу на зменшення або збільшення видового, популяційного й ценотичного різноманіття [25].

Виходячи з цього, предметом наших досліджень стала сукцесійна трансформація високогірних фітоценосистем Українських Карпат, які в альпійському і субальпійському поясах природного високогір'я можна розділити на дві групи. Перша з них об'єднує корінні і похідні від них трав'яні угруповання, які були розглянуті у попередній статті [14]. Другу групу складають корінні і похідні фітоценози деревно-чагарникового типу рослинності – формацій *Pineta mugi, Duschekieta viridis, Junipereta sibiricae* (*Juniperus sibirica* Burgsd., *J. communis* subsp. *nana* Syme), *Rhododendroneta kotschyi, Vaccinieta myrtilli, Vaccinieta uliginosae* і деяких інших менш поширених [24], сукцесійна трансформація яких є об'єктом дослідження цієї статті. Метою роботи було виявити закономірності динаміки корінних асоціацій основних рослинних формацій деревно-чагарникового типу рослинності природного карпатського високогір'я та визначити структуру і типи їх сукцесійних систем.

Матеріали і методи

Матеріали статті базуються на результатах власних маршрутних і стаціонарних польових досліджень [14, 15], а також на критичному аналізі та узагальненні літературних джерел.

Нами досліджено різні типи вторинних клімаксформуючих циклічних, або оборотних, дигресивно-демутаційних сукцесій (систем ценозів, або сукцесійних систем), що складаються з катастрофічних, за В.М. Сукачовим [29], і послідовних сукцесій, за П.Д. Ярошенком [32]. При цьому приймаємо, що будь-які сукцесійні зміни на певній території в умовах сталих флористичних і екологічних чинників, які починаються і закінчуються на певному етапі таких змін ценосистемою, практично однорідною з початковою корінною

(клімаксовою), тобто мають оборотний характер і здатність повторюватися в часі, є циклічними. В рівній мірі це стосується як природних, так і антропогенних сукцесій.

У статті використано системний підхід [15, 33] і фітоценотичну класифікацію, оскільки її синтаксони є найбільш фізіономічними і достатньо чітко виділяються в польових умовах [7, 8, 31].

Результати та обговорення

Комплекс корінної фітоценосистеми і похідних на її місці угруповань, генетично пов'язаних між собою в процесі біогеоценогенезу, утворює циклічну сукцесійну систему. Подібне уявлення про єдиний флористичний, екологічний та історико-генетичний комплекс, який утворюють корінна й похідні асоціації в процесі сукцесії, є одним із головних положень еколого-фітоценотичної класифікації рослинності Українських Карпат, розробленої М.А. Голубцем і К.А. Малиновським [5-7]. Континуально-часова достатньо детермінована сукупність генетично пов'язаних між собою фітоценозів у межах виділу корінної асоціації в процесі вторинної сукцесії, цикл розвитку якої починається і завершується фітоценосистемою клімаксового типу, визначається нами, як елементарна сукцесійна система. Близьким до цього є поняття про сукцесійний цикл Г.Д. Диміної [9]. Подібних поглядів дотримуються і польські фітоценологи, які розробляють концепцію „сталої екологічної ніші", або „типу місцевиростань" [33, 35, 36], за якою будь-який тип місцевиростання з чітко визначеним і постійним набором чинників середовища має притаманний лише йому ряд фітоценозів, які змінюють один одного в часі. При цьому кожному типу місцевиростань відповідає декілька похідних угруповань, але тільки одне кінцеве є гомеостатичним [37].

Бета-різноманіття (число стадій) елементарної циклічної сукцесійної системи залежить від ступеня однорідності екотопу корінної фітоценосистеми, який визначає кількість і площу вторинних фітоценозів в ході дигресивно-демутаційної сукцесії (рис. 1), а також від ценофільного альфа-різноманіття, що має тенденцію до збільшення на середніх стадіях сукцесії.

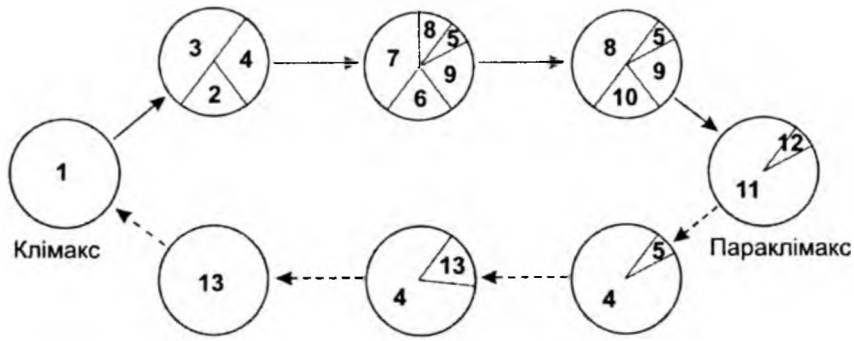

Рисунок 1. Зміна кількості вторинних угруповань та їх площ в процесі дигресивно-демутаційної сукцесії в межах території виділу корінної асоціації *Pinetum (mugi) vaccinioso (myrtilli)-hylocomiosum*:
1 – *Pinetum (mugi) vaccinioso (myrtilli)-hylocomiosum*, 2 – *Vaccinietum (myrtilli) agrostidosum (tenuis)*, 3 – *V. festucosum (rubrae)*, 4 – *V. nardosum*, 5 – *V. deschampsiosum*, 6 – *Agrostidetum (tenuis) purum*, 7 – *Festucetum (rubrae) purum*, 8 – *Nardetum festucosum (rubrae)*, 9 – *N. vacciniosum (myrtilli)*, 10 – *N. agrostidosum (tenuis)*, 11 – *Nardetum purum*, 12 – *Deschampsietum purum*, 13 – *Juniperetum (sibiricae) vacciniosum (myrtilli)*; одинарні та пунктирні стрілки – напрями відповідно дигресивних і демутаційних змін.

Сукцесійні системи корінних асоціацій представлені різними типами (циклоценонами), кожен з яких, що існує, існував у минулому і може виникнути в майбутньому, є історично сформованим в однорідних умовах екотопу певним набором угруповань – морфо-функціональною системою, яка має свій тип біогеоценогенезу і здійснюється шляхом просторово-часової зміни фітоценозів. Саморегуляція і самоорганізація сукцесійних систем визначається генопластом [3] первинного набору ценофільних видових популяцій, який виконує роль пам'яті і регулятора і є аналогом генотипу та генофонду на екосистемному рівні організації живого. Такому набору цепопуляцій видів у високогір'ї Українських Карпат найближче відповідають флороценотипи (або флороценосвіти) [21], а популяційний склад ценозів, які утворюють окремі типи сукцесійних систем, зумовлюється флороценотипною диференціацією рослинного покриву.

Циклоценон узагальнює можливі напрями перебігу сукцесії, які виявляються в елементарних сукцесійних системах, в межах корінної та всіх похідних на її місці асоціацій (табл. 1), або едафоцену (об'єднання корінних і похідних на їх місці біогеоценозів за показниками генезису, флористичного складу і грунтово-кліматичних умов), за екосистемологічною (біогеоценологічною) класифікацією М. А. Голубця [4]. У високогірних біогеоценохоріонах (біогеосистемах субальпійського і альпійського поясів, біогеомасивах гірських хребтів тощо) сукупності циклоценонів об'єднуються в сукцесійні комплекси.

Таблиця 1. Класифікація сукцесійних систем високогір'я Українських Карпат.

Арена проходження сукцесії	Форма динамічної системи
Біогеоценохоріон: біогеосистеми (субальпійські і альпійські), надплакорні біогеомасиви	Сукцесійний комплекс
Едафоцен: об'єднання корінних біогеоценозів (корінної асоціації) та всіх похідних на їх (її) місці біогеоценозів (асоціацій)	Тип сукцесійної системи (циклоценон)
Корінний біогеоценоз (виділ корінної асоціації)	Елементарна сукцесійна система

Основну площу деревно-чагарникового типу рослинності у природному високогір'ї Українських Карпат займають фітоценосистеми *Pinus mugo* Turra, *Duschekia viridis* (Chaix) Opiz, *Juniperus sibirica* Burgsd., *Rhododendron kotschyi* Simonk. (*Rhododendron myrtifolium Schott & Kotschy*) та *Vaccinium myrtillus* L.

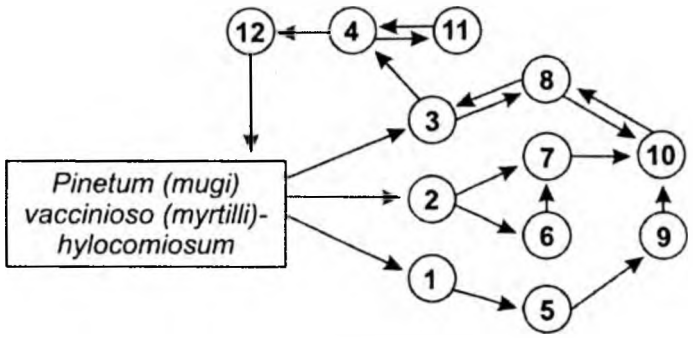

Рисунок 2. Графічна модель складного поліциклічного циклоценону корінної асоціації *Pinetum (mugi) vaccinioso (myrtilli)-hylocomiosum*:

1 – *Vaccinietum (myrtilli) agrostidosum (tenuis)*, 2 – *V. festucosum (rubrae)*, 3 – *V. nardosum*, 4 – *V. deschampsiosum*, 5 – *Agrostidetum (tenuis) purum*, 6 – *Festucetum (rubrae) purum*, 7 – *Nardetum festucosum (rubrae)*, 8 – *N. vacciniosum (myrtilli)*, 9 – *N. agrostidosum (tenuis)*, 10 – *Nardetum purum*, 11 – *Deschampsietum purum*, 12 – *Juniperetum (sibiricae) vacciniosum (myrtilli)*.

Антропогенне навантаження на високогірні чагарникові фітоценосистеми значною мірою збіднило їх флористичний склад, викликало дигресивну структурно-функціональну трансформацію популяцій і фітоценозів загалом, а також появу рудеральних угруповань [8, 24]. В рослинному покриві субальпійського поясу на місці корінних фітоценосистем стали переважати низькопродуктивні похідні щільнодернинні з домінуванням *Nardus stricta* L. і *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., а ближче до межі з альпійським поясом – *Festuca supina* Schur. (=*Festuca airoides* Lam.). Внаслідок дії людського чинника зменшилися також площі, зайняті угрупованнями *Juniperus sibirica* і східнокарпатського ендемічного чагарника *Rhododendron kotschyi*, високотравними ценозами й первинними луками.

Фітоценосистеми *Pinus mugo* були поширені на значній території карпатського високогір'я ще за часів плейстоценового зледеніння і в першій фазі післяльодовикового періоду [10, 17]. З потеплінням клімату площі слаників (стелюхів) *Pinus mugo* скоротилися.

В зоні полонин, до введення заповідання у 70-х роках минулого століття, на первинні типи криволісь, які раніше суцільним плащем покривали схили до висоти 1800 м над р. м., припадало лише близько 20% площі [23], на якій на 15% домінувала *Pinus mugo* і на 4-5% – *Duschekia viridis* [19]. В наш час фітоценосистеми *Pinus mugo* розповсюджені переважно в межах висот 1400-1700 м. Вище, до 1800 м, трапляються окремі невеликі куртини серед субальпійських лучних ценозів. Поодинокі екземпляри заходять в альпійський пояс і піднімаються навіть до висоти 2010 м (г. Піп Іван Чорногірський). Нижче 1500 м *Pinus mugo* вклинюється по кам'янистих долинах потоків і торфовищах у лісовий пояс.

Формація ***Pineta mugi*** об'єднує три групи корінних асоціацій: оліготрофні наскельно-лишайникові соснини на кам'янистих розсипищах, оліготрофні сфагнові соснини на вологих схилах і болотах у западинах рельєфу та мезотрофні різнотравно-чорницеві соснини на відносно потужних ґрунтах пологих схилів [24]. До їх складу входять тринадцять асоціацій: *Pinetum (mugi) athyriosum (distentifolii)*, *P. calamagrostidosum*

(villosae), P. calamagrostidoso (villosae)-hylocomiosum, P. cetrariosum, P. dryopteridosum (carthusianae), P. eriophoroso (vaginatae)-sphagnosum, P. hylocomiosum,P. luzulosum (sylvaticae), P. nudum, P. polytrichosum, P. rumicetum (carpaticae), P. sphagnosum та *P. vaccinioso (myrtilli)-hylocomiosum* [31].

Під впливом випалювання гірськососнового криволісся і наступного за цим випасу на місці соснин чорницевих за схемою дивергентного дигресивного сукцесійного ряду утворюються різноманітні чорничники, які, залежно від екологічних умов і потужності антропогенного впливу, змінюються через перехідні угруповання (червонокостричники, тонкомітличники) щільнодернинними типовими біловусниками (рис. 2). Демутація проходить за схемою конвергентного сукцесійного ряду шляхом зміни *Juniperetum (sibiricae) vacciniosum (myrtilli)* на останній стадії сукцесії.

Гірськососнини, в яких у трав'яно-чагарничковому ярусі домінує *Calamagrostis villosa* (Chaix) J.F. Gmel., під антропогенним впливом трансформуються за схемою дивергентного сукцесійного ряду через перехідні пухнастокуничники у біловусники або щучники в субальпійському поясі та лежачокостричники – на межі з альпійським поясом (рис. 3). Демутація корінних фітоценосистем відбувається з ознаками конвергентності і також за участю *Calamagrostis villosa*, а на прикінцевій стадії сукцесії – *Juniperus sibirica*.

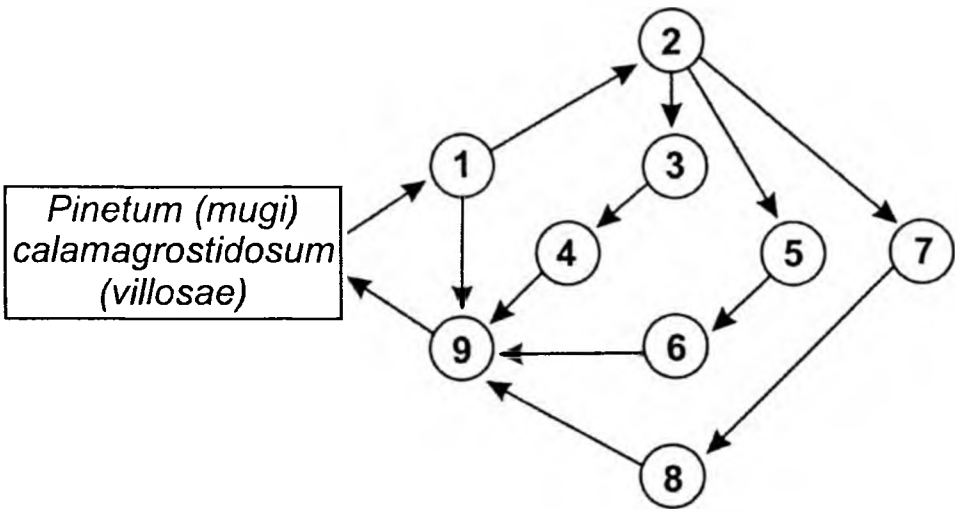

Рисунок 3. Графічна модель складного поліциклічного циклоценону корінної асоціації *Pinetum (mugi) calamagrostidosum (villosae)*:

1 – *Vaccinietum (myrtilli) calamagrostidosum (villosae)*, 2 – *Calamagrostidetum (villosae) purum*, 3 – *Deschampsietum purum*, 4 – *D. vaccinioso (myrtilli)-calamagrostidosum (villosae)*, 5 – *Nardetum purum*, 6 – *N. vaccinioso (myrtilli)-calamagrostidosum (villosae)*, 7 – *Festucetum (supinae) purum*, 8 – *F. (supinae) vaccinioso (myrtilli)-calamagrostidosum (villosae)*, 9 – *Juniperetum (sibiricae) calamagrostidosum (villosae)*.

Duschekia viridis – один із найпоширеніших чагарників субарктики Євразії і Америки та субальпійського поясу гір Середньої Європи. У Західних Карпатах угруповання *Duschekia viridis* відсутні [18, 24]. В Українських Карпатах найбільші масиви *Duschekia viridis* зосереджені в субальпійському поясі Чорногори, Свидівця, Горган, Чивчин і Мармароських гір. У той же час угруповання формації ***Duschekieta viridis*** належать до інтразональних. Завдяки великій амплітуді у вимогах до клімату й ґрунту, вони трапляються в різних гірських поясах і межують з різними типами рослинності. В місцях, де первинний рослинний покрив мало змінений господарською діяльністю, *Duschekia viridis* по долинах річок, западинах і улоговинах проникає як у лісовий, так і в альпійський пояс. Проте основна кількість фітоценосистем цієї формації знаходиться в субальпійському поясі, переважно на схилах північних експозицій в межах висот 1400-1750 м, займаючи вологі, захищені від вітрів екотопи на багатших, ніж під *Pinus mugo*, ґрунтах [28]. Деякі угруповання трапляються на крутих схилах, кам'янистих розсипищах і навіть на сфагнових болотах. Внаслідок здатності переносити значне скорочення вегетаційного періоду, угруповання *Duschekia viridis* часто займають тривалосніжні западини й затінені північні схили, де танення снігу в окремі роки затягується майже до середини літа.

Фітоценосистеми *Duschekia viridis* мають важливе ґрунтозахисне й водорегулююче значення, оскільки цей вид одним із перших заселяє еродовані площі полонин й особливо зруйновані випасом кам'янисті крутосхили, а також покращує ґрунтові умови для виростання вибагливіших до едафотопу рослин. В умовах встановленого охоронного режиму в нижній зруйнованій смузі криволісь спостерігається відносно швидка демутація рослинного покриву в напрямі до корінних угруповань, чому сприяють значні річні прирости *Duschekia viridis* – 15-20 см на цьому гіпсометричному рівні [19, 20], та висока здатність до насіннєвого й вегетативного поновлення. Її насіння має високу схожість і здатне проростати в різноманітних фітоценотичних умовах, за винятком угруповань з товстим шаром мохового покриву або дернин [18]. Як

зазначає К.А. Малиновський [24], в Чорногорі насіннєве поновлення *Duschekia viridis* спостерігається повсюдно десятками й сотнями тисяч на гектар, навіть на площах з інтенсивним випасом. Завдяки сланкій життєвій формі, здатності фіксувати атмосферний азот та високій площі листкової поверхні *Duschekia viridis* належить до рослин з високим рівнем життєвості і великою енергією захоплення території.

Угруповання формації *Duschekieta viridis*, за К.А. Малиновським [24], у високогір'ї Українських Карпат об'єднуються у дві групи корінних асоціацій: вологих мезотрофних душекієвин – з асоціаціями *Duschekietum vacciniosum (myrtilli)*, *D. vaccinioso (myrtilli)-hylocomiosum*, *D. calamagrostidosum* (*villosae*), та вологих евтрофних і різнотравних душекієвин – з асоціаціями *Duschekietum seneciosum (fuchsii)* (*D. pulmonarioso-seneciosum)*,
D. adenostylosum (alliariae), *D. athyriosum* (*distentifolii*). За результатами моніторингових досліджень дигресивно-демутаційної сукцесії корінних угруповань *Duschekia viridis* на заповідних територіях субальпійського поясу Чорногори були створені графічні моделі елементарних сукцесійних систем корінних асоціацій *Duschekietum vacciniosum (myrtilli)* і *D. athyriosum (distentifolii)* [12, 26], які представляють дві групи асоціацій – відповідно вологих мезотрофних та вологих евтрофних і різнотравних душекієвин.

Напрями і швидкість демутації вторинних угруповань істотно залежать від стадії пасовищної дигресії ценозів, що передують початку демутації, умов середовища, насамперед різноманітності фундаментальних екологічних ніш, і типу рослинності корінних ценозів [11, 30]. Таке явище характерне також для інших гірських систем [2, 27]. При цьому в ході демутації не обов'язково повторюються стадії дигресивних сукцесійних змін [13, 24]. Деякі дослідники вважають, що за умови припинення випасу на останніх стадіях дигресії рослинного покриву первинна рослинність часом може відновлюватися лише незначною мірою або цілком не відновлюватися [1, 22], проте, на нашу думку, основним критерієм для таких висновків, який слід враховувати, є все ж таки фактор часу.

Як свідчать результати довгочасного моніторингу [15], відновлення сланких чагарників *Pinus mugo*, особливо, коли демутація починається зі щільнодернинних стадій, і *Duschekia viridis*, яка у щільнодернинних угрупованнях також не утворює численного підросту, відбувається повільно. Демутаційні процеси часто ведуть до утворення спочатку похідних чагарникових угруповань з домінуванням *Juniperus sibirica*. Якщо ж демутація починається зі стадії нещільнодернинних злаків, то, за наявності певного насіннєвого запасу, вже протягом 10 років формується ценопопуляція *Duschekia viridis*, здатна утворювати угруповання, за будовою і складом близьке до корінного. Відновлення фітоценосистем корінної асоціації *Duschekietum (viridis) athyriosum (distentifolii)*, за умови припинення випасу, триває близько 25 років, а демутація фітоценосистем корінної асоціації *Duschekietum (viridis) vacciniosum (myrtilli)*, внаслідок інвазії *Juniperus sibirica* на початкових стадіях демутації похідних угруповань, судячи з усього, може тривати декілька десятків років.

Фітоценосистеми формації ***Junipereta sibiricae*** також є одними із ландшафтотвірних компонентів на контакті субальпійського і альпійського поясів високогір'я Українських Карпат. *Juniperus sibirica* трапляється і набагато нижче, а окремі подушковидні екземпляри цього виду ростуть на висоті понад 1900 м. Природні яловечини в більшості виступають як едафічно заміщуючі по відношенню до фітоценосистем *Pinus mugo* і як експозиційно заміщуючі по відношенню до фітоценосистем *Duschekia viridis*. На контакті з гірськососновим криволіссям *Juniperus sibirica* росте під зрідженим наметом *Pinus mugo* у складі угруповань *Pinetum (mugi) juniperoso (sibiricae)-vacciniosum (myrtilli)*.

За дигресивних змін, де головну роль у формуванні угруповань відіграють антропогенні чинники, і у процесах демутації, на які антропогенні чинники не впливають, істотне значення мають еколого-біологічні особливості едифікаторних видів. Нечисленні ценопопуляції стійкого до випасу *Juniperus sibirica* часто формуються у вторинних угрупованнях поза межами первинних місцевиростань цього виду. Частина фітоценосистем *Juniperus sibirica* займає післялісові площі, де утворює довгочаснопохідні угруповання *Juniperetum (sibiricae) nardosum*, *J. herboso-vacciniosum (myrtilli)*, а також *J. vacciniosum (myrtilli)*, які є певними стадіями дигресивно-демутаційних змін.

При встановленні заповідного режиму чисельність і маса *Juniperus sibirica* настільки збільшуються, що з часом утворюються вторинні чагарникові угруповання [15]. Це означає, що в процесі демутації можуть виникати угруповання, які не могли утворитися під час пасовищної дигресії згаданих вище корінних асоціацій *Pinus mugo* і *Duschekia viridis*.

Ендемічна для Східних Карпат і Балкан формація ***Rhododendroneta kotschyi*** у високогір'ї Українських Карпат представлена п'ятьма асоціаціями: *Rhododendronetum (kotschyi) calamagrostidosum (villosae)*, *Rh. cetrariosum (islandicae)*, *Rh. deschampsiosum (caespitosae)*, *Rh. sphagnosum* та *Rh. vacciniosum (myrtilli)* [31]. Рододендронники поширені у східній частині Свидівця, Чорногорі та Мармароських горах у верхній частині субальпійського та в альпійському поясах.

Площі, зайняті фітоценосистемами *Rhododendron kotschyi*, постійно зменшуються під впливом випасу, випалювання та знищуються туристами. Головною причиною зменшення площ рододендронників є випас худоби. Зміни корінних угруповань *Rhododendron kotschyi* відбувається за схемою моноциклічних сукцесійних систем (рис. 4). На їхньому місці спочатку утворюються комплекси з участю *Vaccinium myrtillus*, а потім чисті чорничники, в яких *Rhododendron kotschyi* зберігається у вигляді невеликих куртин.

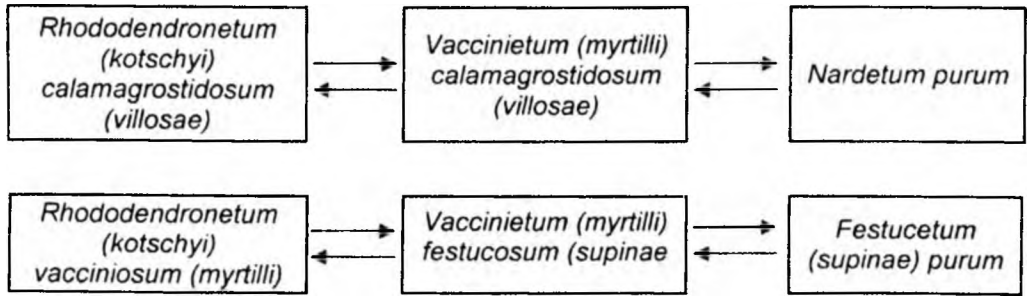

Рисунок 4. Графічні моделі моноциклічних циклоценонів корінних асоціацій *Rhododendron kotschyi*.

Поступово у складі угруповань зменшується кількість альпійських видів, натомість збільшується участь *Calamagrostis villosa*, *Deschampsia caespitosa*, *Nardus stricta*, *Festuca supina*, *Carex sempervirens* Vill. і *Juncus trifidus* L. Згодом такі перехідні угруповання трансформуються у вологих екотопах, западинах і серед криволісь *Pinus mugo* у щільнодернинні фітоценосистеми – щучники і біловусники, а на відкритих вершинах – у лежачокостричники і трироздільноситничники. В процесі демутації рододендронників повторюються стадії дигресивних змін, лише у зворотному напрямі.

Корінні фітоценосистеми формації ***Vaccinieta myrtilli*** у високогір'ї поширені на привершинних схилах альпійського поясу, а в субальпійському поясі зосереджені переважно у вологих улоговинах серед слаників та на крутих безлісих схилах у місцях сходження снігових лавин.

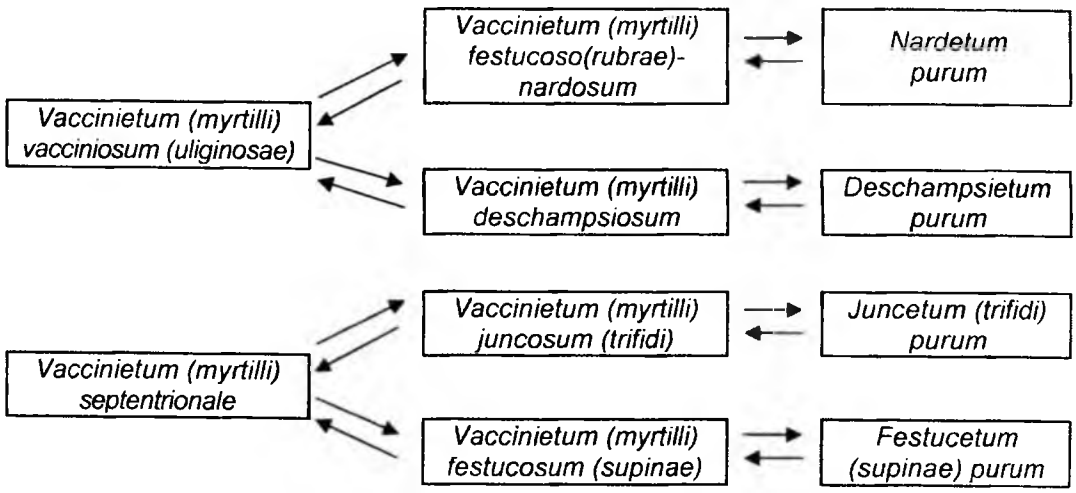

Рисунок 5. Графічні моделі простих поліциклічних циклоценонів корінних асоціацій *Vaccinium myrtillus*.

Для корінних чорничин є характерними види гірського та альпійського елементів флори. До складу формації входять дві корінні асоціації – *Vaccinietum (myrtilli) vacciniosum (uliginosae)* [16] і *V. septentrionale* [31]. Остання була описана М Дейлом на північних схилах Мармароських гір і віднесена до первинної клімаксової альпійської рослинності [34].

Під впливом випасу корінні чорничини через проміжні короткочаснопохідні угруповання з участю нещільнодернинних злаків і різнотрав'я трансформуються у щільнодернинні фітоценосистеми. В субальпійському поясі на місці чорничників на останній стадії дигресивної сукцесії формуються щучники і біловусники, а в альпійському – лежачокострічники і трироздільноситничники. Після припинення випасу відновлюються фітоценосистеми, близькі за структурою до корінних чорничин (рис. 5).

Висновки

Сукцесійна трансформація в рослинному покриві карпатського високогір'я має циклічний характер. У процесі змін корінних фітоценозів деревно-чагарникового типу рослинності формуються різні типи сукцесійних систем: у корінних асоціацій *Pinus mugo* і *Duschekia viridis* – складні поліциклічні дивергентно-конвергентні циклоценони, у корінних асоціацій *Rhododendron kotschyi* – моноциклічні, а у корінних асоціацій *Vaccinium myrtillus* – прості поліциклічні циклоценони.

Дослідження динаміки рослинного покриву із застосуванням системного підходу дозволяє більш ефективно й систематизовано визначати напрями і швидкість змін рослинних угруповань після

встановлення заповідного режиму на ділянках з порушеною рослинністю, що сприятиме вирішенню проблем збереження існуючого та відновлення втраченого фіторізноманіття у високогір'ї Українських Карпат.

Література

1. *Антонова К.Г., Сметанкина В.А.* Динамика растительности в связи с выпасом // Продуктивность растительности Центральных Каракумов в связи с различным режимом использования. – М.: Наука, 1979. – С. 91-166.
2. *Гаджиев В.Д.* Особенности восстановления сообществ в высокогорьях Кавказа // Пробл. ботаники. – 1979. – 14, № 1. – С. 178-182.
3. *Голубец М.А.* Биотическая эволюция: сущность, условия, факторы, особенности // Методологические проблемы эволюционной теории. – Тарту: Изд-во Ин-та зоол. и ботан. АН ЭССР, 1984. – С. 50-52.
4. *Голубець М.А.* Ретроспектива і перспектива лісової типології. – Львів: Поллі, 2007. – 78 с.
5. *Голубець М.А., Малиновский К.А.* Принципи класифікації та класифікація лісової, чагарникової й лучної рослинності Карпат // Досягнення ботан. науки на Україні 1965-1966 рр.: статті. – К.: Наук. думка, 1966. – С. 45-53.
6. *Голубец М.А., Малиновский К.А.* Принципы классификации и классификация растительности Украинских Карпат // Ботан. журн. – 1967. – Т. 52, № 2. – С. 189-201.
7. *Голубец М.А., Малиновский К.А.* Классификация растительности Украинских Карпат // Пробл. ботаники. – Л.: Наука, 1969. – Т. 11.– С. 237-254.
8. *Дигрессия биогеоценотического покрова* на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре / Под ред. К.А. Малиновского. – К.: Наук, думка, 1984. – 208 с.
9. *Дымина Г.Д.* Онто- и филоценогенез. Объем основной эволюирующей единицы фитоценоза. – Новосибирск, 1987. – 53 с. – (Препринт / СО АН СССР, ЦСБС).
10. *Зеров Д.К.* Нарис розвитку рослинності на території УРСР у четвертинному періоді на основі палеоботанічних досліджень // Ботан. журн. – 1952. – Т. 9, № 4. – С. 5-19.
11. *Климишин А.С.* Демутационные изменения растительности Карпат при заповедании // Проблемы охраны природы и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны: Тез. докл. Всесоюз. совещ. (Березинский заповедник. 23-25 сент. 1986 г.). – М., 1986. – С. 102-103.
12. *Климишин О.С.* Довгочасний моніторинг відновлення угруповань *Duschekia viridis* (Chaix) Opiz на заповідних територіях Чорногори (Українські Карпати) // Наук. зап. Держ. природозн. музею НАН України. – Львів, 2004. – Т. 20. – С. 107-114.
13. *Климишин О.С.* Моніторинг відновлення первинного рослинного покриву у високогір'ї Чорногори // Матеріали міжнар. регіон. наук. конф. „Актуальні питання досліджень рослинного покриву Українських Карпат". – Ужгород, 2007. – С. 64-66.
14. *Климишин О.С.* Сукцесійна трансформація корінних трав'яних фітоценосистем високогір'я Українських Карпат // Вісник Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника. Серія біологічна, 2008. – Вип. IX. – С. 15-23.
15. *Климишин О.С.* Сукцесійна трансформація високогірних біогеоценозів Українських Карпат: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук: спец. 03.00.16 „Екологія". – Дніпропетровськ, 2008. – 44 с.
16. *Климишин О.С., Кияк В.Г.* Структура ценопопуляцій рослин в угрупованні *Juncetum festucosum supinae* // Укр. бот. журн. – 1985. – Т. 42, № 5. – С. 52-54.
17. *Козий Г.В.* Четвертичная история восточно-карпатских лесов: автореф. дис. на соискание учен. степени д-ра биол. наук: спец. 03.00.05 „Ботаника". – Львов, 1950. – 50 с.
18. *Коліщук В.Г.* До екології зеленої вільхи (*Alnus viridis* D. C.) в умовах високогір'я Українських Карпат // Екологія та систематика рослин Карпат і прилеглих територій. – К.: Вид-во АН УРСР, 1963. – С. 24-33.
19. *Колищук В.Г.* Морфогенез и динамика прироста зеленой ольхи (*Alnus viridis* D.C.). – Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биологии. – 1965. – № 1. – С. 103-110.
20. *Колищук В.Г.* Рост стланников и динамика верхнего предела древесной растительности Карпат // Пробл. ботаники. – М.-Л.: Наука, 1967. – Т. 9. – С. 87-95.
21. *Малиновський А.К.* Лісові флороценотичні комплекси Українських Карпат: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра с.-г. наук: спец. 06.03.03 „Лісознавство і лісівництво". – Львів, 2004. – 40 с.
22. *Малиновський А.К., Кияк В.Г., Білонога В.М.* Екологічна ніша в природних та антропогенно змінених фітоценозах // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 2004. – Т. 19. – С. 83-96.
23. *Малиновский К.А.* Смены растительного покрова Карпатского высокогорья под влиянием антропогенных факторов // Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования. – М.; Л.: Наука, 1966. – С. 130-138.
24. *Малиновський К.А.* Рослинність високогір'я Українських Карпат. – К.: Наук. думка, 1980. – 278 с.
25. *Малиновский К.А., Климишин А.С.* Динамика биогеоценотического покрова высокогорья Украинских Карпат // Общие проблемы биогеоценологии: Тез. докл. II Всесоюз. совещ. (Москва. 11-13 нояб. 1986 г.). – М., 1986. – С. 65-67.
26. *Малиновський К.А., Климишин О.С., Попадюк В.В.* Вплив режиму заповідності на відновлення корінної рослинності у високогір'ї Карпат // Укр. бот. журн. – 1987. – Т. 43, № 3. – С. 62-66.

27. *Миркин Б.М.* Антропогенная динамика растительности // Итоги науки и техники. ВИНИТИ. Ботаника. – 1984. – 5. – С. 139-232.
28. *Руднева Е.Н.* Почвенный покров Закарпатской области. – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – 228 с.
29. *Сукачев В.Н.* Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука, 1964. – С. 5-50.
30. *Ткаченко В.С.* Темпи демутації та коригування прогнозу розвитку степової рослинності Провальського степу // Укр. бот. журн. – 1990. – Т. 47, № 2. – С. 49-54.
31. *Шеляг-Сосонко Ю.Р., Попович С.Ю., Устименко П.М.* Ценотична різноманітність // Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника. – Київ, 1997. – С. 114-162.
32. *Ярошенко П.Д., Грабарь В.А.* Смены растительного покрова Закарпатья. – Л.: Наука, 1969. – 112 с.
33. *Badania biologiczne* ekosystemow lądowych i wodnych Roztocza i Karpat Wschodnich w warunkach antropopresji // Mat. Lubelsko-Lwowskiej sesji nauk., 25-27.09.1989. – Lublin: Wyd-wo UMCS, 1990. – 165 s.
34. *Deyl M.* Plants, soil and climate of Pop Ivan. Synecological study from Carpathian Ukraine // Opera bot. Čech. – Vol. II. – Praha, 1940. – P. 1-290.
35. *Matuszkiewicz W., Polakowska M.* Materialy do fitosocjologicznej systematyki borów mieszanych w Polsce // Acta Soc. Bot. Poloniae. – 1995. – T. 8, № 5. – 79 s.
36. *Sokolowski A.W., Kliczkowska A., Grzyb M.* Okreslenie jednostek fitosociologicznych wchodzących w zakres siedliskowych typów lasu // Prace Institutu Badawczego Leśnictwa. – 1997. – Ser. B, № 32. – S. 5-55.
37. *Wysocki C., Sikorski P.* Fitosociologia stosowana. – Warszawa: Wyd-wo SGGW, 2002. – 449 s.

Стаття поступила до редакції 16.04.2009 р.;
Стаття прийнята до друку 30.04.2009 р.

О. С. Климишин - кандидат біологічних наук, науковий співробітник Державного природознавчого музею НАН України (м. Львів).

Рецензент: доктор біологічних наук, професор кафедри біології та екології Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника Парпан В. І.