

3. Стойко С. Карпатам зеленіти вічно.- Ужгород: Карпати, 1977. - 174с.
4. Тахтаджян А.Л. (ред.) Жизнь растений. Т.5-6. - М.: Просвещение, 1981. – 1087 с.
5. Шеляг-Сосонко Ю. Р. (ред.) Червона книга України. Рослинний світ. - К.: Українська енциклопедія, 1996.- 608с.
6. Чопик В. І. (ред.) Визначник рослин Українських Карпат.- К.: Наукова думка, 1987.-545с.

Стаття поступила до редакції 03.03.2008 р.; прийнята до друку 30.03.2008 р.

УДК 630 (292.45) + 581.5 + 551.588.7

СУКЦЕСІЙНА ТРАНСФОРМАЦІЯ КОРИННИХ ТРАВ'ЯНИХ ФІТОЦЕНОСИСТЕМ ВИСОКОГІР'Я УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Климишин О.С.

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

*Встановлено, що трансформація фітоценосистем трав'яних асоціацій карпатського високогірного фітоценохоріону відбувається переважно у формі сукцесійних моноциклічних і простих поліциклічних комплексів, які утворені з коротких лінійних або дивергентних дигресивних рядів та лінійних або конвергентних демуаційних рядів, що складаються з одного-двох серійних фітоценозів. Розповсюдження на значній території субальпійського поясу високогір'я Українських Карпат ландшафтоутворюючих фітоценосистем формацій *Junceta trifidi*, *Calamagrostideta villosae*, *Cariceta sempervirentis*, *Cariceta curvulae* тощо свідчить про формування субклімаксових угруповань на передостанніх стадіях сукцесії через втрату клімаксовими фітоценосистемами свого регуляторного потенціалу внаслідок зменшення їхньої площі в результаті антропогенної дигресії.*

Ключові слова: популяція, фітоценоз, фітоценосистема, фітоциклоценоз, сукцесія, сукцесійні системи, рослинність високогір'я.

Klymyshyn O.S. Succession transformation of native grass phytocoenoses of the Ukrainian Carpathian highlands. *It is set that transformation of phytocoenoses of grass associations of Carpathians highlands phytocoenokhorion takes a place mainly in form succession monocyclic and simple polycyclic complexes, which are composed from short linear or divergence digression rows and linear or convergence demutation rows, consisting of 1-2 of serial phytocoenoses. Distribution on considerable territory of subalpine belt of highlands of Ukrainian Carpathians of phytocoenoses of *Junceta trifidi*, *Calamagrostideta villosae*, *Cariceta sempervirentis*, *Cariceta curvulae*, etc. specifies on forming of subclimax phytocoenoses on the next to last stages of succession from the loss of climax phytocoenoses of the regulator potential as a result of diminishing of the area occupied by them because of anthropogenic digression.*

Key words: population, phytocoenose, phytocoenosome, phytocyclocoenon, succession, succession systems, highlands vegetation.

Вступ

Динаміка змін рослинного покриву Українських Карпат викладена у декількох монографіях [2, 17 та ін.] і численних статтях [12, 13, 16, 19, 26 та ін.], проте і на сьогоднішній день це питання залишається актуальним для фітоценологічних досліджень.

Рослинність високогір'я Українських Карпат складається з корінних природних фітоценосистем субальпійського і альпійського поясів та вторинних угруповань, які сформувалися на їхньому місці і на місці приполонинних лісів. Постійне випасання, особливо за минулі 150-200 років, призвели до глибокої сукцесійної трансформації корінного рослинного покриву. Попередніми дослідженнями [2, 3, 6, 10, 21, 23 та ін.] було виявлено, що за цих умов змінюється чисельність, демографічна структура, життєвість, репродуктивний потенціал, напруженість фітогенного поля й інші ознаки багатьох ценопопуляцій серійних фітоценосистем. Це призводить до зміни набору видів ценозів (у тому числі флористичного ядра) і в кінцевому підсумку до утворення на місці первинних високопродуктивних фітоценосистем похідних низькопродуктивних, проте більш пристосованих до антропогенного впливу. Таку трансформацію рослинного покриву розглядають як антропогенну дигресію [2].

В останні десятиліття на значній частині території високогір'я було встановлено заповідний режим, що стимулювало сукцесійні процеси, спрямовані на відновлення первинної рослинності [8, 9, 18, 20, 24]. З'явилася можливість дослідити напрями автогенної демуаційної сукцесії вторинних фітоценосистем, а відтак встановити структуру сукцесійних комплексів корінних асоціацій карпатського високогірного фітоценохоріону. Виходячи з цього, предметом наших досліджень стала сукцесійна трансформація високогірних фітоценосистем Українських Карпат, які в субальпійському і альпійському поясах представлені трьома групами. Перша з них об'єднує корінні і похідні від них трав'яні угруповання. Другу групу складають корінні і похідні фітоценози

деревно-чагарникового типу рослинності. До складу третьої групи входять вторинні чагарникові, чагарничкові і трав'яні післялісові фітоценосистеми корінних асоціацій деревної рослинності верхньої межі лісу. Об'єктом дослідження є суцесійна трансформація (вторинна суцесія) фітоценосистем першої групи.

Матеріали і методи

В роботі застосовано популяційно-фітоценосистемний аналіз, який реалізується шляхом інтеграції методів еколого-демографічного напрямку популяційної біології і системного підходу, згідно з яким передбачається вивчення структурно-функціональної організації фітоценосистем шляхом дослідження взаємовідносин між окремими популяціями, фітоценозами чи їх комплексами. Фітоценосистема визначається при цьому, як сукупність рослинних організмів (елементарних фітосистем), які формують специфічне фітосередовище, що дозволяє зростання певного набору видів у певному кількісному співвідношенні, і каузально взаємодіє із середовищем в певних конкретних умовах [14]. Це дозволило виявити універсальні закономірності організації і динаміки змін високогірної рослинності без втручання людини і під впливом антропогенних чинників.

Дослідження поширення рослинних формацій в субальпійському і альпійському поясах Українських Карпат і геоботанічні описи окремих фітоценосистем проводили в період 1975-2007 рр. під час наукових експедицій в Чорногорі (Квасівський Менчул, Петрос, Говерла, Козмеська, Маришевська, Брескул, Пожижевська, Гомул, Туркул, Кізли, Ребра, Шпиці, Гутин-Томнатека, Дземброня, Піп Іван Чорногірський), Мармароських горах (Піп Іван Мармароський), Чивчинських горах (Перелука, Чивчин, Сулігул, Гнетеса), Свидівці (Мала і Велика Близниці, Драгобрат), Боржаві (Рівна), Бескидах (Ужоцький перевал, Бескид, Зелем'янка), Горганах (Сивуля, Молода).

Моніторингові дослідження демураційної трансформації рослинності проводили в заповідній частині північного макросхилу Чорногори (Данцер-Пожижевська-Брескул-Говерла) з використанням популяційно-фітоценосистемного методу. Для цього в 1984 р. тут були закладені 7 модельних стаціонарних ділянок розміром 10×10 м кожна, на яких протягом наступних 20 років з різною часовою періодичністю проводили спостереження над зміною видового складу фітоценосистем. Крім того, у 1975 р. шляхом інструментальної теодолітної зйомки була виготовлена великомасштабна геоботанічна карта полігон-трансекта площею 24 га (800×300 м), яка була повторно закартована у 2005 р. [8].

В роботі використана фітоценотична класифікація, оскільки її синтаксони є найбільш фізіономічними і достатньо чітко виділяються в польових умовах [1, 25].

Результати та обговорення

Трав'яні фітоценосистеми високогір'я створюються переважно дефінітивними ценопопуляціями нормального типу з переважанням у вікових спектрах віргінільних особин, що пояснюється їх раннім вегетативним розмноженням, а також сповільненим проходженням стадій онтогенезу. В умовах альпійського поясу, незалежно від господарського використання, вікова структура ценопопуляцій спрощується внаслідок модифікації великого життєвого циклу, за якої особини не проходять послідовно всіх вікових етапів онтогенезу, а пропускають частину з них, що прискорює темпи онтогенезу і визначає неповночленність їх вікового складу. В синонтогенезі кондивідуальних видів спостерігається перехід до форми існування у вигляді компактних клонів (*Luzula sylvatica*, *L. luzuloides*) [6, 10].

У складі первинних трав'яних фітоценосистем високогір'я є й такі види рослин, ценопопуляціям яких властива певна динамічність щільності. Як правило, вони є другорядними компонентами ценозів, і зміна їхньої щільності залежить від поведінки ценопопуляцій едифікаторів. У разі зниження щільності останніх в процесі пасторальної дигресії, ценопопуляції другорядних компонентів інтенсивно розвиваються, набувають нормальних рис, у їхньому складі починають переважати генеративні та постгенеративні особини, і вони стають компонентами фітоценотичного ядра. Наявність у фітоценозах таких ценопопуляцій можна розглядати як один із засобів збереження стабільності ценотичної системи і підтримання режиму трансформації речовин та енергії в змінених умовах середовища.

Отже, трансформація трав'яних фітоценосистем високогір'я під впливом випасання полягає у випадінні з їхнього складу видів, які нездатні в цих умовах до активного вегетативного або насінневого розмноження. Режим випасання не впливає лише на деякі ценопопуляції фітоценотичного ядра. Поряд із цим спостерігається процес проникання в угруповання пасторальних видів, зростання загальної чисельності особин та їх щільності, що збільшує загальну напруженість фітогенного поля, спрощує структуру угруповань, спричиняє зниження маси особин, зростання кількості інвазійних та інвазійно-регресивних ценопопуляцій і зниження стійкості фітоценосистем загалом. Невелика кількість ценопопуляцій у складі фітоценотичного ядра корінних трав'яних фітоценосистем альпійського поясу свідчить про незначний потенціал їхньої стійкості до деструктивної дії антропогенних чинників, зокрема пасовищного використання. Різка зміна екологічних умов унаслідок експлуатації ценозів призводить до випадіння зі складу фітоценотичного ядра тієї чи іншої ценопопуляції і до швидкої трансформації фітоценосистем.

Спостереження показали, що похідні фітоценосистеми високогір'я, незважаючи на значні дигресивні зміни, які спричиняються антропогенними чинниками, довго зберігають ознаки корінних і в разі зняття антропогенного навантаження змінюються в напрямку відновлення подібних до корінних. Фітоценосистеми, які заміщують одна одну в просторі і часі на певній ділянці корінної асоціації, утворюють дигресивну і

демутаційну серію, а разом циклічну елементарну сукцесійну систему, або фітоциклоценоз. Останній визначається нами як континуально-часова детермінована сукупність генетично пов'язаних між собою фітоценозів у межах виділу корінної асоціації в процесі вторинної сукцесії, розвиток якого починається і завершується фітоценосистемою клімаксового типу – субклімаксовою, клімаксовою або постклімаксовою (якщо розуміти під клімаксовою таку фітоценосистему, яка ще не відмирає). Сукупність фітоциклоценозів корінної асоціації утворює сукцесійний комплекс (мезосукцесійну систему), а сукупність сукцесійних комплексів у регіональному мірлі (фітоценохоріоні) організується в макросукцесійну систему.

Результати проведених нами досліджень циклоценогенезу фітоциклоценозів корінних трав'яних асоціацій карпатського високогір'я і аналіз існуючих літературних джерел дозволили встановити структуру і типи їх сукцесійних комплексів.

Формація *Nardeta strictae*. В сучасному рослинному покриві високогір'я Українських Карпат первинні біловусники збереглися лише на невеликих ділянках в субальпійському поясі і по периферії гірських боліт. Вони не утворюють суцільного дерну, як це має місце у вторинних біловусниках за умов інтенсивного випасання. Первинні біловусники відзначаються розрідженим травостоєм, участю різнотрав'я і багатим видовим складом. До них належать чотири асоціації.

Асоціація *Nardetum (strictae) arnicosum (montanae)* поширена в межах висот 1100-1300 м на південних схилах Великого Верху, Менчула, Пікуя, західних схилах Гутин-Томнатека і північних схилах Ряпецької [17]. Під дією випасання фітоценосистеми *N. arnicosum* через перехідні угруповання *Nardetum potentillosum (erectae)* [15], утворюючи лінійний ряд, трансформуються в типові вторинні біловусники (рис. 1).

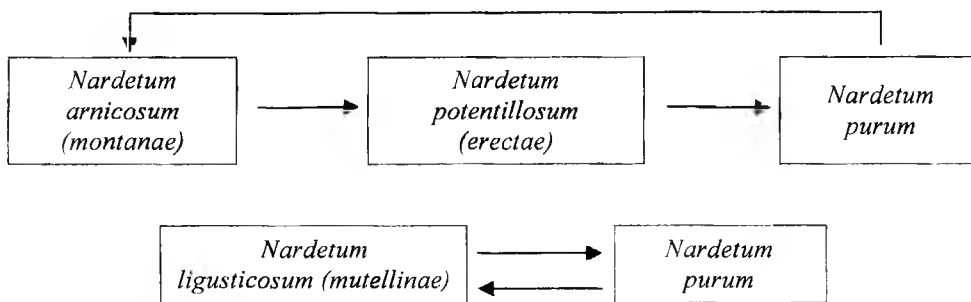


Рисунок 1. Сукцесійні моноциклічні комплекси первинних біловусників.

Фітоценосистеми *N. ligusticosum (mutellinae)* розташовані переважно на північних схилах Стогу [17], а також описані на полонині Пожижевська. За інтенсивного випасання фітоценосистеми *N. ligusticosum (mutellinae)* без перехідних угруповань змінюються вторинними щільнодернинними біловусовими ценозами з малою кількістю різнотрав'я, в яких *Ligusticum mutellina* втрачає домінуючу роль.

Менш поширеними є фітоценосистеми *N. gentianosum (luteae)*, які трапляються в Чорногорі (Шешул, Рогнеска) і Свидівці (Татул), та *N. sphagnosum* – в Чорногорі (Заросляк, Брескул, Орендарська, Ребра), Свидівці (Драгобрат) і Горганах. При знятті антропогенного навантаження вторинні біловусові фітоценосистеми відновлюються безпосередньо до первинних клімаксових угруповань.

Формація *Deschampsietum caespitosae*. Щучникові луки розвиваються в різноманітних екологічних умовах високогір'я і мають чітко відмінні екологічні, флористичні і ценотичні ознаки. В складі формації виділяються три корінні асоціації (рис. 2).

Фітоценосистеми асоціації *Deschampsietum festucosum (pictae)-herbosum* трапляються в межах висот 1500-1900 м і є найбільш поширеними у високогір'ї. В процесі пасторальної дигресії вони змінюються спочатку типовими щучниками, а потім біловусниками в субальпійському поясі або лежачокостричниками в альпійському. В процесі цих змін у першу чергу випадають види різнотрав'я та нещільнокушові рослини, а вивільнені екологічні ніші займають щільнодернинні злаки.

Фітоценосистеми асоціації *Deschampsietum polytrichosum* поширені на надмірно вологих ґрунтах серед гірськососнового криволісся в межах висот 1350-1750 м в нижній і середній частинах субальпійського поясу. В результаті стравлювання травостою рунянкові щучники трансформуються в біловусники або рунянкові пустища.

Угруповання асоціації *Deschampsietum calthosum (laetae)* трапляються в нижній частині субальпійського поясу на заболочених ґрунтах та в проточних мілких водах. При випасанні вони змінюються вторинними щучниковими фітоценосистемами, осоковими болотами та біловусниками.

Усі первинні щучникові асоціації утворюють прості сукцесійні поліциклічні комплекси, які складаються з дивергентних дигресивних рядів та конвергентних демутаційних.

Формація *Festuceta supinae et pictae* [25]. В Українських Карпатах лежачокостричники є панівною формацією альпійського поясу і займають в ньому понад половину площі, утворюючи при цьому п'ять асоціацій: *Festucetum (supinae) lichenfeldietum (flexuosae)*, *F. vaccinosum (uliginosae)*, *F. polytrichosum*, *F. thymosum (subalpestris)* та *F. purum* [17, 25], яка є найбільш поширеною в сукцесійній альпійській рослинності. *Festuca supina* можна порівняти з *Nardus stricta*, з якого скетандей в субальпійському поясі. Лежачокостричники належать до стійких угруповань і в умовах інтенсивного випасання не лише зберігають

фітоценотичну структуру, але й поширюються в альпійському поясі, витісняючи інші різнотравні, осокові, злаково-осокові, чагарничкові та скельні угруповання [26]. Сукцесія в них проходить у формі простих поліциклічних комплексів (рис. 3).

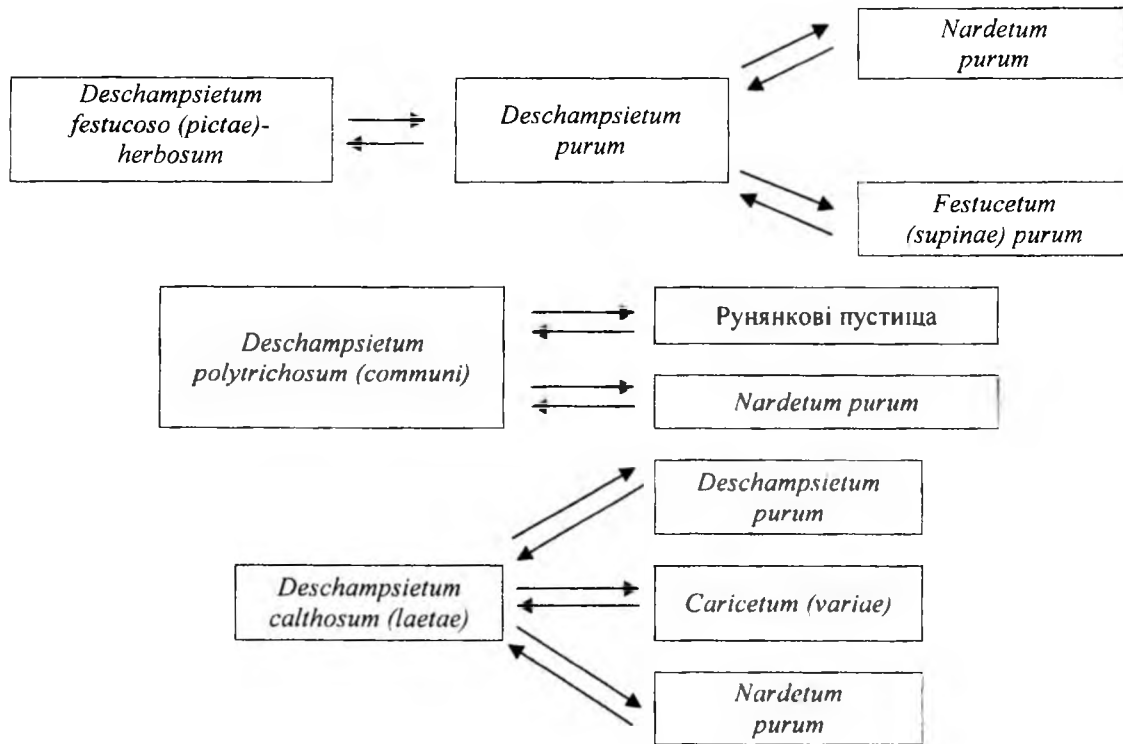


Рисунок 2. Прості сукцесійні поліциклічні комплекси первинних щучників.

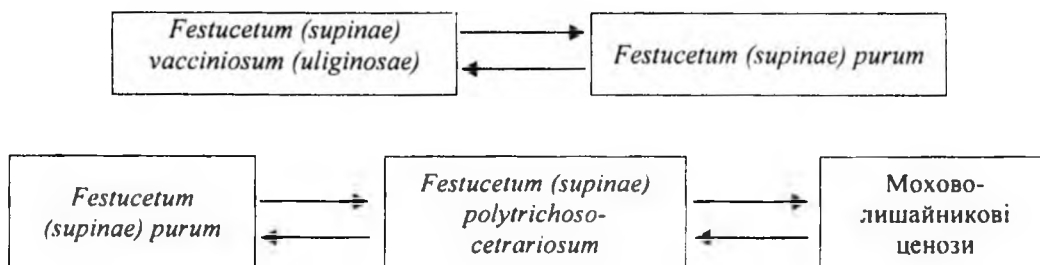


Рисунок 3. Сукцесійні моноциклічні комплекси первинних лежачокостричників.

Випасання призводить до зниження напруженості фітогенних полів домінантних популяцій лежачокостричників, що, в свою чергу, сприяє інвазії видів, відсутніх у первинних ценозах. Так, у фітоценосистемі *Festucetum (supinae) purum*, у порівнянні із заповідним ценозом, кількість видів унаслідок занесення насіння зростає з 13 до 20 [3]. Під впливом спасування змінюється структура ценопопуляцій основних компонентів альпійських угруповань У вторинній фітоценосистемі *Festucetum (supinae) purum* у вікових спектрах *Festuca supina*, *Helictotrichon versicolor* і *Soldanella hungarica* зростає частка генеративних особин, *Homogune alpina* – сеньільних, а у вікових спектрах *Ligusticum mutellina* і *Potentilla aurea* чисельність генеративних особин, навпаки, зменшується. Стабільними лишаються лише вікові спектри *Vaccinium myrtillus* і *V. uliginosum* [3, 4].

Поповнення ценопопуляції фітоценосистеми забезпечуються за рахунок вегетативного розмноження. Висока витривалість до випасання притаманна *Festuca supina*, що підтверджується низькою варіабельністю її популяційних параметрів (чисельність особин, стабільність вікового спектра, вегетативне і генеративне розмноження, продукція фітомаси). Фітоценосистеми асоціації *Festucetum (supinae) purum* поширені в альпійському і субальпійському поясах в межах висот 1390-2060 м.

Угруповання асоціації *Festucetum (supinae) vaccinosum (uliginosae)* мають амплітуду висотного поширення в межах 1400-1770 м. Вони формуються в специфічних умовах рельєфу на контакті типових лежачокостричників з угрупованнями *Vaccinium uliginosum* і *Juniperus sibirica*. При надмірному випасанні в

лежачокострічниках збільшується участь *Polytrichum commune* та *Cetraria islandica* і вони можуть трансформуватись в мохово-лишайникові ценози.

До цієї формації належать і мальванокостричники, які утворюють угруповання на малих площах у специфічних едафо-кліматичних умовах на висотах від 1300 до 1990 м. Фітоценосистеми корінної асоціації *Festucetum (pictae) gnaphalioso (supini)-sesleriosum (montanae)* поширені в альпійському поясі від висоти 1850 м і вище. При випасанні вони трансформуються через різнотравні мальванокостричники в лежачокострічники (рис. 4), утворюючи суцесійний поліциклічний комплекс із лінійних дигресивних і демутаційних рядів.

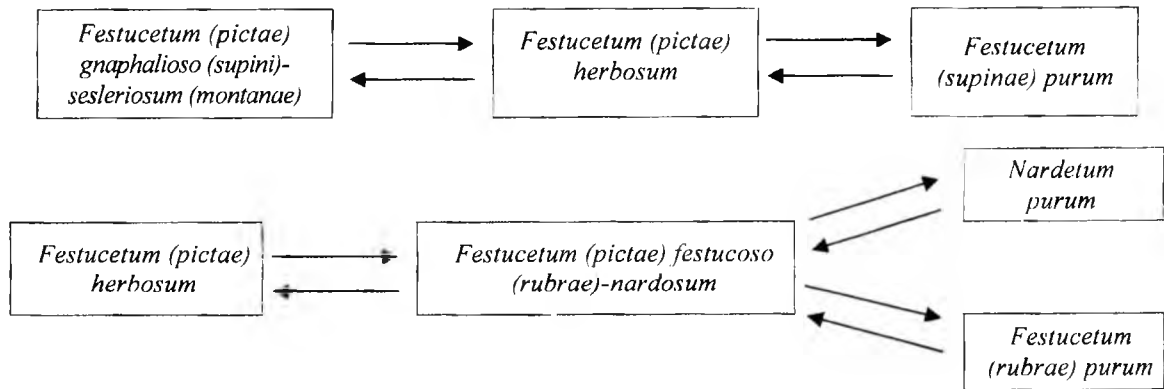


Рисунок 4. Суцесійний моноциклічний і простий поліциклічний комплекси первинних мальванокостричників.

На висотах від 1300 до 1800-1850 м поширені угруповання асоціації *Festucetum (pictae) herbosum* (*F. purum*), які при випасанні переходять у вторинні червонокостричники або біловусники, утворюючи простий суцесійний поліциклічний комплекс з дивергентно-конвергентними рядами змін.

Формація *Seslerieta coeruleantis* є ендемічною у Східних і Південних Карпатах. У нас вона поширена в субальпійському та альпійському поясах Чорногори і Свидівця. Найбільші площі *S. coeruleans* (до 20 га) знаходяться в Чорногорі на південно-західному і південному схилах Шпиць та Гутин-Гомнатака.

В Українських Карпатах виділяють одну асоціацію *Seslerietum (coeruleantis) purum*. Фітоценосистеми цієї асоціації трапляються переважно на північних і північно-східних схилах в межах висот 1560-2000 м на лужних і кислих щербенистих добре розвинутих альпійських торф'янистих ґрунтах, де вони займають невеликі площі серед альпійських ценозів з домінуванням *Juncus trifidus*, *Carex sempervirens* і *Calamagrostis villosa*. *Sesleria coeruleans* утворює стійкі угруповання та успішно конкурує з іншими злаками.

Помірне пасовищне навантаження на сеслерієвники, завдяки утрудненому доступу до цих угруповань, не чинить на них помітного впливу. При збільшенні пасовищного навантаження змінюються як структура і стійкість окремих ценопопуляцій рослин, так і міжвидові взаємовідносини в альпійських угрупованнях. Значно зростають випадки занесення насіння пасторальних видів тваринами, внаслідок чого зростає чисельність інвазійних та інвазійно-регресивних ценопопуляцій [5]. Їх стан оцінюється як нестабільний, залежний від чисельності і життєвості популяцій цих видів у сусідніх ценозах, інтенсивності та регулярності міграцій з них насіння. Разом з тим витісняються види, нестійкі до витоптування.

Випасання стимулює процеси вегетативного підтримання більшості ценопопуляцій, у результаті чого чисельність особин у них зростає. Разом з тим знижується життєвість особин у ценопопуляціях, зменшується їх середня маса в усіх вікових групах у 1,5-3 рази. Таку реакцію можна розглядати як механізм регуляції і стабілізації на популяційному рівні, коли зменшення розмірів та напруженості мінімального фітогенного поля [7, 22] компенсується зростанням загальної кількості особин. Неспроможність деяких видів до такого способу регуляції є основною причиною випадання їх зі складу ценозу. Внаслідок цього, у свою чергу, послаблюється напруженість фітогенного поля угруповання, чим забезпечуються умови для проникнення та закріплення нових видів. Такий процес можна розглядати як механізм регуляції та стабілізації на фітоценосистемному рівні організації.

За інтенсивного випасання сеслерієвники змінюються фітоценосистемами з домінуванням *Festuca supina*, *Deschampsia caespitosa* та *Carex sempervirens*, утворюючи при цьому прості суцесійні поліциклічні комплекси з дивергентних дигресивних та конвергентних демутаційних рядів (рис. 5).

Формація *Calamagrostideta villosae* в Українських Карпатах поширена на висотах від 1350 до 1990 м і займає переважно східні і північні схили. Великі площі пухнастокуничники є в Чорногорі, Мармароських і Чивчинських горах. До цієї формації належать чотири асоціації: *Calamagrostidetum (villosae) caricosum (sempervirentis)*, *C. festucosum (pictae)*, *C. juncosum (trifidi)* та *C. purum* [25]. Остання є найпоширенішою в субальпійському і нижній частині альпійського поясів.

За інтенсивного стравлювання і ущільнення верхніх горизонтів ґрунту пухнастокуничники змінюються щільнодернинними фітоценосистемами – біловусниками або щучниками в субальпійському поясі та

лежачокострічниками в альпійському, утворюючи дивергентний дигресивний сукцесійний ряд (рис. 6). В умовах заповідання відновлення корінної фітоценосистеми йде у формі конвергентного демутаційного ряду.

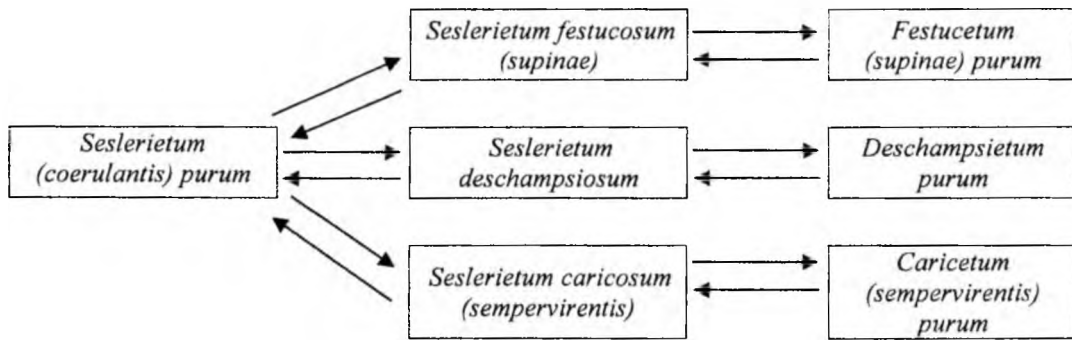


Рисунок 5. Простий сукцесійний поліциклічний комплекс первинних сеслерієвників.

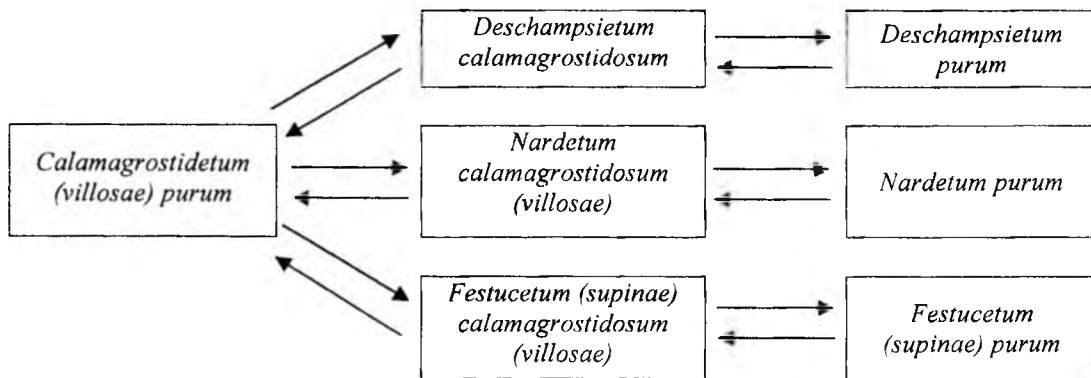


Рисунок 6. Простий сукцесійний поліциклічний комплекс первинних пухнастокуничників.

Формація *Cariceta sempervirentis* поширена на Свидівці, в Чорногорі та Мармароських горах на висотах від 1600 до 2020 м, а окремі угруповання описані М. Малохом на Боржаві [27]. Вічнозеленоосочники формуються на солярних, відносно теплих і сухих південних та східних схилах і трапляються на вапнякових породах, на мілких, щербенистих і багатих на гумус ґрунтах, часто на невеликих площах. Вони є клімаксовими альпійськими угрупованнями, які заміщуються іншими лише під впливом випасання. До формації належать три асоціації: *Caricetum (sempervirentis) festucosum (supinae)*, *C. vaccinosum (myrtilli)* та *C. purum* [25]. Вічнозеленоосочники утворюють багато перехідних угруповань до скельних та чагарничкових ценозів – *Caricetum (sempervirentis) vaccinosum (myrtilli)*, *C. vaccinosum (uliginosae)-cetrariosum (islandicae)* та ін.

Під впливом випасання вічнозеленоосочники трансформуються через ряд перехідних фітоценосистем у лежачокострічники, а відновлюються не обов'язково повторюючи стадії дигресивного ряду, утворюючи при цьому складний сукцесійний поліциклічний комплекс (рис. 7).

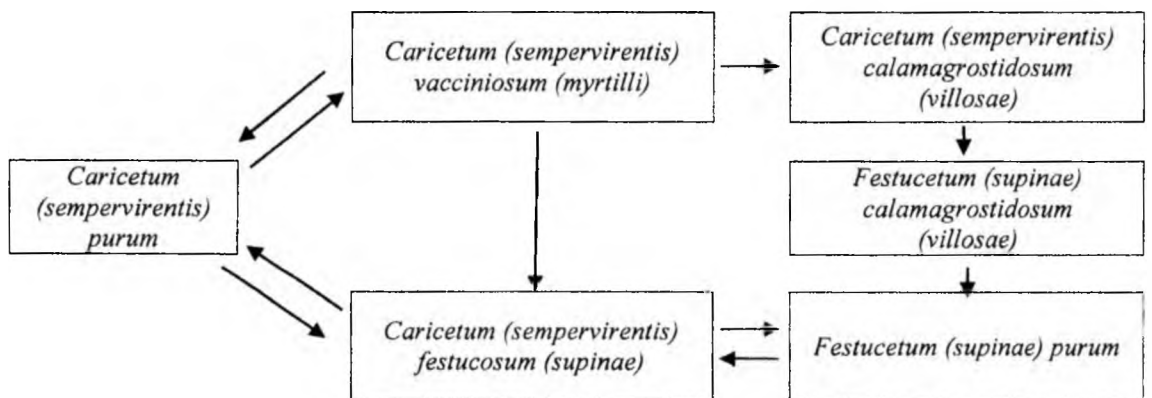


Рисунок 7. Складний сукцесійний поліциклічний комплекс первинних вічнозеленоосочників.

Формация *Cariceta curvulae* представлена однією асоціацією – *Caricetum (curvulae) purum*. Фітоценосистеми цієї асоціації трапляються переважно на гірських вершинах і формуються на породах, бідних на вапно. Вони поширені на території Українських Карпат лише в Черногорі – від Говерли та від Гутин-Томнатека до Попа Івана, де займають великі площі.

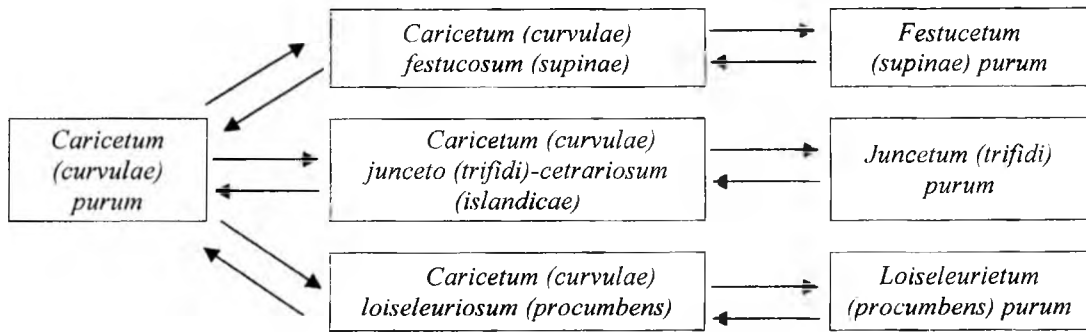


Рисунок 8. Простий сукцесійний поліциклічний комплекс корінних зігнутоосочників.

В альпійському поясі зігнутоосочники є клімаксовими фітоценосистемами, які трансформуються лише в процесі пасторальної дигресії у щільнодернинні угруповання – лежачокострічничники або трироздільноситничники. На скелястих вершинах хребтів поширені угруповання *Caricetum (curvulae) loiseleuriosum (procumbens)* з участю альпійських та аркто-альпійських видів [11], які є перехідними до наскельничників. Сукупність корінних фітоценосистем *Carex curvula* All. і похідних від них угруповань на стадіях дигресивних і демутаційних рядів утворюють простий сукцесійний поліциклічний комплекс (рис. 8).

Фітоценосистеми формации *Junceta trifidi* у високогір'ї Українських Карпат, крім Бескидів і Чивчинських гір, поширені в різноманітних едафотонах альпійського і частково субальпійського поясу над криволіссям в межах висот 1720-1930 м на лучних та альпійських ґрунтах, скелях, торфовищах і розсиписах, переважно на безкарбонатних породах. Характерною ознакою флори трироздільноситничників є багатий видовий склад мохів і лишайників. Усі угруповання *Junceta trifidi*, за К.А. Малиновським [17], належать до варіантів асоціації *Juncetum (trifidi) cetrariosum*. Інші автори [25] в складі формации *Junceta trifidi* виділяють асоціації *Juncetum (trifidi) purum*, *J. oreochloosum*, *J. calamagrostidosum (villosae)* і *J. vaccinosum (myrtilli)*, а також [10] – *Juncetum (trifidi) festucosum (supinae)*. В ценозах *Juncus trifidus* L. трапляються інші синузії, внаслідок чого створюються мозаїчні угруповання, а інколи і складні комплекси, в яких чергуються ценози з домінуванням *Juncus trifidus*, *Festuca supina*, *Vaccinium myrtillus*.

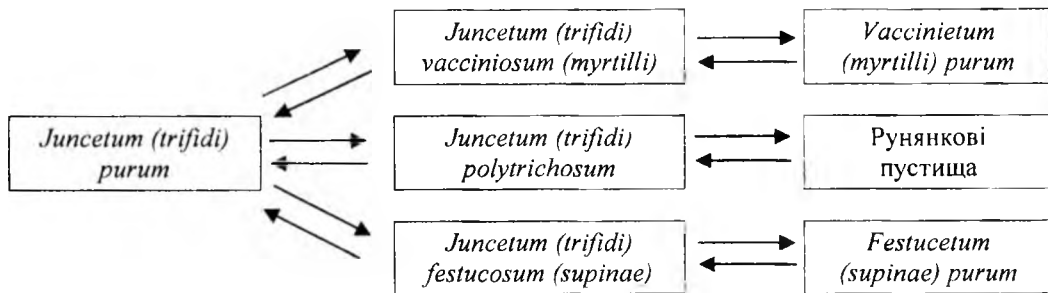


Рисунок 9. Простий сукцесійний поліциклічний комплекс корінних трироздільноситничників.

Трироздільноситничники межують з фітоценосистемами *Festuca supina* та *Carex curvula*, з якими вони екологічно зближені і мають багато спільних видів.

У первинних лучних ценозах альпійського поясу під впливом спасування збільшується флористична різноманітність за рахунок насіння, занесеного худобою із субальпійського поясу. Сюди проникають невластиві їм види, зокрема *Gentiana punctata* L., *G. acaulis* L., *G. laciniata* Kit. ex Kanitz, *Leontodon croceus* Haer. Частина їх ценопопуляцій займає в угрупованнях нестабільну позицію і відзначаються низькою щільністю та неповночленними віковими спектрами. Поряд з цим зменшується кількість популяцій фітоценотичного ядра ценозів, які не здатні до активного вегетативного або генеративного самопідтримання. Випасання сприяє поширенню трироздільноситничників, а надмірне пасторальне навантаження призводить до заміщення їх чорничниками, лежачокострічничниками або рунянковими пустищами (рис. 9).

Відновлення клімаксових фітоценосистем *Juncus trifidus* після припинення випасання відбувається у зворотному щодо дигресії напрямку, тим самим завершуючи простий сукцесійний поліциклічний комплекс.

Висновки

Сукцесійна трансформація фітоценосистем корінних трав'яних асоціацій карпатського високогірного фітоценохоріону відбувається переважно у форматі моноциклічних і простих поліциклічних комплексів, які в загальних рисах складаються з коротких лінійних або дивергентних дигресивних рядів та лінійних або конвергентних демуаційних рядів з одного-двох основних перехідних серійних фітоценозів. Слід відзначити, що, залежно від поставленої мети досліджень, за умови деталізації вивчення демуаційних змін, кількість виділених перехідних серійних стадій відновлення може зростати.

Розповсюдження на значній території альпійського поясу високогір'я Українських Карпат таких ландшафтоутворюючих фітоценосистем, як трироздільноситничники, пухнастокуничники, вічнозеленоосочники, зігнутоосочники тощо, свідчить про формування субкліматсових угруповань на передостанніх стадіях сукцесії через втрату кліматсовими фітоценосистемами свого регуляторного потенціалу в результаті зменшення їхньої площі внаслідок антропогенної дигресії.

Література

1. Голубець М.А., Малиновський К.А. Классификация растительности Украинских Карпат // Пробл. ботаники. – Л.: Наука, 1969. – Т. 11. – С. 237-254.
2. Дигрессия биогеоценологического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре / Под ред. К. А. Малиновского. – К.: Наук. думка, 1984. – 208 с.
3. Жилев Г.Г. Влияние заповедности и выпаса на структуру ценопопуляций в сообществе овсяницы приземистой *Festucetum supinae* // Бот. журн. – 1984. – 69, № 4. – С.506-511.
4. Жилев Г.Г. Поліваріантність онтогенезу трав'янистих багаторічників у фітоценозах Карпат // Укр. ботан. журн. – 1986. – 43, № 5. – С. 32-37.
5. Кияк В.Г. Структура популяцій рослин в угрупованні *Seslerietum cariceto-festucosum* // Укр. ботан. журн. – 1985. – 42, № 3. – С. 10-13.
6. Климишин А.С. Структура ценопопуляций *Luzula sylvatica* (Juncaceae) в растительных сообществах Украинских Карпат // Бот. журн. – 1985. – 70, № 8. – С. 71-73.
7. Климишин О.С. Структура і динаміка фітогенного поля *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin // Укр. ботан. журн. – 1987. – 44, № 1. – С. 32-35.
8. 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.
9. Климишин О.С. Демуаційна трансформація високогірних фітосистем Українських Карпат // Вісн. Прикарпатськ. у-ту. Сер. біол. – 2007. – Вип. 7-8. – С. 279-281.
10. Климишин О.С., Кияк В.Г. Структура ценопопуляцій рослин в угрупованні *Juncetum festucosum supinae* // Укр. ботан. журн. – 1985. – 42, № 5. – С. 52-54.
11. Комендар В.И. О сообществе *Curvuletum* в Украинских Карпатах // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. – 1964. – 2. – С. 123-127.
12. Малиновський А.К. Сукцесії рослинності: класифікація // Наук. вісник Укр ДЛТУ. – 2002. – Вип. 12.8. – С. 32-42.
13. Малиновський А.К. Тенденції зміни рослинного покриву в Українських Карпатах // Наук. вісник Укр ДЛТУ. – 2003. – Вип. 13.1. – С. 16-23.
14. Малиновський А.К. Системний підхід у фітоценології // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2007. – Вип. 23. – С. 119-136.
15. Малиновський К.А. Біловусові пасовища субальпійського поясу Українських Карпат. – К.: Вид-во АН УРСР, 1959. – 206 с.
16. Малиновський 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.
17. Малиновський К.А. Рослинність високогір'я Українських Карпат. – К.: Наук. думка, 1980. – 278 с.
18. Малиновський К.А. Вплив заповідання на відновлення рослинності Карпатського національного природного парку // Укр. ботан. журн. – 1998. – 55, № 4. – С. 444-449.
19. Малиновський К.А., Климишин А.С. Динамика биогеоценологического покрова высокогорья Украинских Карпат // Общие проблемы биогеоценологии: Тез. докл. II Всесоюз. совещ. (Москва. 11-13 нояб. 1986 г.). – М., 1986. – С. 65-67.
20. Малиновський К.А., Климишин О.С., Попадюк В.В. Вплив режиму заповідності на відновлення корінної рослинності у високогір'ї Карпат // Укр. ботан. журн. – 1987. – 43, № 3. – С. 62-66.
21. Малиновський К.А., Царик Й.В., Климишин А.С. Изменения структуры ценопопуляций растений в процессе дигрессивной смены елового леса // Бот. журн. – 1986. – 71, № 7. – С. 871-880.
22. Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы соврем. ботаники. – М.; Л., 1965. – Т. 1. – С. 251-254.
23. Царик Й.В., Климишин О.С. Ценопопуляційна структура вторинних лучних фітоценозів Карпат // Укр. ботан. журн. – 1984. – 41, № 5. – С. 9-13.
24. Царик Й.В., Малиновський К.А. Моніторинг згасання пасторальних систем під впливом заповідання // Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника. – Київ: Інтереконцентр, 1997. – С. 427-442.

25. Шеляг-Сосонко Ю.Р., Попович С.Ю., Устименко П.М. Ценотична різноманітність // Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника. – Київ, 1997. – С. 114-162.
26. Ярошенко П.Д., Грабарь В.А. Смены растительного покрова Закарпатья в их связи с почвенно-климатическими изменениями и деятельностью человека // Тез. доп. конф. по вивч. флори і фауни Карпат та прилеглих територій. – К.: Вид-во АН УРСР, 1960. – С. 229-235.
27. Maloch M. Agrobotanicke studia o nardetach Boržavských polonin v Podkarpatské Rusi // Sb. výsk. ustavů zeměd. RCS. – 1932. - № 83. – S. 1-191.

Стаття поступила до редакції 03.03.2008 р.; прийнята до друку 21.03.2008 р.

УДК 581.526.42

ЕКОЛОГО-ЦЕНОТИЧНИЙ АНАЛІЗ ФЛОРИ УЗЛІСЬ ШИРОКОЛИСТЯНИХ ЛІСІВ НИЖНЬОГО ГІРСЬКОГО ПОЯСУ ПІВНІЧНО-СХІДНОГО МЕГАСХИЛУ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ ТА ПРИКАРПАТТЯ

Шевчук С. Є.

Кафедра біології та екології Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника
e-mail: klz@pu.if.ua

Наведені результати дослідження флори узлісь широколистяних лісів нижнього гірського поясу Північно-східного мегасхилу Українських Карпат та Прикарпаття, її еколого-фітоценотичний аналіз.

Ключові слова: флора, узлісся широколистяних лісів, Українські Карпати та Передкарпаття.

Shevchuk S. E. Ecology-cenotical analysis of flora of edges of deciduous forests of lover belt of North-eastern megaslope of the Ukrainian Carpathians and Peredkarpattia. Systematic, ecology-cenotical and biomorphological structure of the flora of edges of deciduous forests of lover belt of North-eastern megaslope of the Ukrainian Carpathians and Peredkarpattia are analyzed.

Key words: flora, edge of deciduous forests, Ukrainian Carpathians and Peredkarpattia.

Вступ

Узлісся є невід'ємною і важливою складовою карпатських лісів, слугуючи одночасно осередком збереження рідкісних, реліктових та ендемічних видів, а також місцем формування рідкісних або нетипових флористичних комбінацій.

Характерною для узлісь є невиразність перехідної зони між високостовбурними розрідженими деревостанами і лучними угрупованнями, що зумовлено проникненням у ліси характерних лучних видів і розвитком дернового процесу ґрунтоутворення.

Водночас на межі лісових і лучних угруповань часто формуються густі зарості, сформовані з чагарників, трав'янистих рослин та поодиноких дерев.

Загальною рисою початкових стадій формування таких екотонних угруповань є розрідження деревостанів і утворення рідколісь, що поряд з кращими умовами освітлення сприяють інтенсивному розвитку трав'яного та чагарничкового покриття [3].

Комплексні дослідження узлісь проводили Бондаренко В.В. та Фурдичко О.І. [1]. Дослідженням узлісь верхньої межі поширення букових і смерекових лісів – криволісся, займалися А. Малиновський та В. Білонога [3]. Екотони між смерековим лісом і луками та чагарниковими ценозами (узлісся) – досліджував Й. Царик [7]. Комплексні ж дослідження узлісь широколистяних лісів нижнього гірського поясу Північно-східного мегасхилу Українських Карпат та Прикарпаття здійснюється вперше, тому нашою метою є вивчення їх флористичного різноманіття.

Матеріали і методи

Дослідження флористичного різноманіття узлісь широколистяних лісів нижнього гірського поясу Північно-східного мегасхилу Українських Карпат та Прикарпаття здійснювалося протягом 2005-2007 рр.

Нами досліджувалася флора узлісь широколистяних лісів на межі з лучними угрупованнями. Збір матеріалів проводився маршрутним методом експедиційного дослідження та методом пробних площ на території Тисминецького, Косівського, Долинського районів Івано-Франківської області. У кожному з цих районів нами закладалися стаціонари, які відрізнялися едафічними умовами, вологістю та ступенем антропогенного впливу.