

УДК 581.526.42+634.0.15

А.К. МАЛИНОВСЬКИЙ<sup>1</sup>

## ТЕМНОХВОЙНИЙ ФЛОРОЦЕНОТИП УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Наведені результати досліджень індикаторних видів смерекових лісів Українських Карпат. Для індикації умов місцезростань пропонуються види, що генетично пов'язані зі смерековими лісами. В оцінці достовірності індикаторних видів, крім досліджень екологічних параметрів – температурного режиму, ґрунтів, вологості ін., необхідне комплексне вивчення популяційної структури і типів стратегій.

Під флороценотипом (ФЦТ) розуміємо сукупності популяцій видів однотипних фітоценозів, об'єднаних подібністю адаптивних ознак, які утворюють певні еколого-ценотичні спільноти відповідно до природних умов сучасних місцезростань і які властиві природним зональним, поясним або еколого-едафічним категоріям рослинного покриву [4].

Темнохвойний флороценотип становлять види, що населяють смерекові, ялицево-смерекові, буково-смерекові та кедрово-смерекові ліси і які пов'язані своїм філценогенезом з мікротермними темнохвойними лісами Євразії. Види цього ФЦТ характеризуються адаптацією до значного затінення, тривалого залягання снігового покриву та гірмезофільністю, широкими голарктичними або євразійськими ареалами.

Історія походження та формування темнохвойного ФЦТ пов'язана з історією виникнення темнохвойної тайги, її гірським походженням, що дало підставу для віднесення *Picea abies* Karst. до монтанного елементу флори [4]. У другій половині третинного періоду, у зв'язку з охолодженням клімату, темнохвойні ліси поширились на рівнинах та сформувались як зональний тип рослинності. М.А.Голубець [2], який вивчав історію походження карпатських смеречин, вважає, що ще задовго до материкового та альпійського зледеніння смерека зростала в Карпатах, а в період гірських зледенінь збереглась у Східних та Південних Карпатах, де сформувалась її гостролуската форма, котра замінила материнську. З цих анклавів смерека поширилась на північний захід вздовж східно-карпатського хребта до Західних Карпат та Баварських гір. Поширення видів темнохвойного ФЦТ на рівнинах заходу України пов'язане з пізньопліоценовими та плейстоценовими змінами клімату, що призвели до утворення сучасних смерекових лісів як на території північних рівнин, так і в південних гірських краях.

Флористичний склад темнохвойного ФЦТ протягом історичного періоду значною мірою змінений антропогенною діяльністю. Сьогодні в Карпатах смерека є основною лісоутворюючою породою завдяки тому,

що була головним об'єктом лісорозведення та лісоексплуатації. На підставі досліджень [2, 3] встановлено, що за останні 150–200 років площі смерекових лісів зросли майже вдвоє (від 393 до 691 тис. га), в тому числі найбільше (у 2,5 раза) – площі чистих смеречин. Про природні флористичні комплекси з впевненістю можна говорити тільки на прикладі первинних смерекових лісів, що збереглись у приполонинній смузі і котрі ніколи не вирубувались. Переважна більшість масивів смерекових лісів в експлуатаційній зоні пройшли вже декілька ротацій і на сьогодні найчастіше заселені смерекою не карпатського походження. Аборигенні карпатські популяції смереки збереглись на незначних площах у приполонинних лісах, огортаючих високогір'я смугою в 300–500 (інколи більше) метрів шириною. Інші угруповання поясу темнохвойних лісів з домінуванням *Abies alba* Mill. та *Pinus cembra* L. в первинному стані також збереглись на невеликих площах: яличники переважно в Бескидах, сосновокедровники в Горганах.

Темнохвойні ліси зростають на крутих, часто кам'янистих схилах зі слабо розвинутим ґрунтовим покривом. Цей ФЦТ становлять види, що входять до складу формацій *Piceeta abietis*, *Cembreto – Piceeta*, *Fageto – Piceeta*, *Abieto – Fageto – Piceeta*, *Abieto – Piceeta*, *Alneto – Pineto – Piceeta*, *Abieta albae* та ін. У складі темнохвойного ФЦТ виділяється темнохвойна смерекова та ялицева флороценосвіти.

**Темнохвойна смерекова флороценосвіта** представлена видами угруповань чистих і змішаних смерекових лісів *Piceeta*, *Cembreto – Piceeta*, *Abieto – Piceeta*, *Fageto – Abieto – Piceeta*. В Карпатах вони утворюють суцільну смугу, витягнуту вздовж вододільних хребтів, за винятком західної низькогірської частини. Переважають чисті смерекові ліси, котрі представлені монодомінантними угрупованнями, розповсюдженими у приполонинній частині схилів Свидовця, Черногори, Горган та Чивчин. У цих ґрунтово-

<sup>1</sup> Андрій Костянтинівич МАЛИНОВСЬКИЙ – член-кореспондент ЛАН України, кандидат біологічних наук, докторант, Український державний лісотехнічний університет. Україна, м. Львів. Тел. (380-322) 76-77-35. E-mail: lanu@forest.lviv.ua

кліматичних умовах переважають чисті вологі мезотрофні смерекові ліси, котрі займають понад половину площі формації. В цю ж світу входять кедрово-смерекові ліси (*Cembreto – Piceeta*), поширення яких обмежене верхньою смугою смерекових лісів, переважно Горган, які зростають на бідних кам'янистих перезволожених ґрунтах з добре вираженим торф'янистим горизонтом на загальній площі коло 3 тис. га. У трав'яному покриві домінують чорниця, брусниця і сфагнові мохи. Флористичний склад бідний. За М.А. Голубцем [2], площа корінних кедрово-смерекових лісів в минулому досягала 20 тис. га.

Буково-смерекові ліси (*Fageto-Piceeta*), поширені в межах висот 900-1200 м, приурочені переважно до великих гірських сідловин в Горганах, Чорногорі та Чивчинах. Вони характеризуються значною кількістю типово неморальних і неморально-монтанних видів та зменшенням участі бореальних (*Vaccinium*, *Luzula*, *Oxalis*) видів. Ялицево-смерекові ліси (*Abieto-Piceeta*) поширені невеликими смугами або ділянками в межах поясу зростання буково-темнохвойних та букових лісів (700–1150 м). Їх місцезростання, на думку Л.І. Мілкіної [5], зумовлені не стільки кліматичними, скільки ґрунтово-геологічними умовами (на торф'янисто-гірськопідзолистих та бурих лісових малопотужних легкосуглинистих ґрунтах на безвапнякових кварцевих пісковиках). Флористичний склад їх бідний і налічує 25-30 видів, серед яких найчастіше трапляються *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell., *Vaccinium myrtillus* L., *Oxalis acetosella* L., *Homogyne alpina* (L.) Cass та мохи. Ялицево-буково-смерекові ліси (*Abieto-Fageto-Piceeta*) поширені вузькою смугою на північно-східних макросхилах Карпат в межах 700–1000 м. Субформація має широкий екологічний ареал, її флора достатньо багата, переважають неморальні види, які в нижніх гірських поясах витісняють монтанні. Субформація буково-ялицево-смерекова (*Fageto – Abieto – Piceeta*), займає незначні площі, але в той же час відрізняється значним видовим багатством.

**Темнохвойна ялицева флороценосвіта** об'єднує види субформації *Piceeto-Abieta*, поширення якої в Карпатах обмежене. За флористичним складом та складом едифікаторів (*Oxalis acetosella*, *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilmott, *Vaccinium myrtillus* та ін.) смереково-ялицеві угруповання близькі до високогірних смерекових лісів, а тому ця флороценосвіта віднесена до темнохвойного ФЦТ.

**Систематична і географічна структура.** Темнохвойний ФЦТ складається з 252 видів, що належать до 123 родів та 51 родини. Переважну більшість видів становлять покритонасінні, інші групи представлені незначною кількістю.

Види темнохвойного ФЦТ належать до трьох типів ареалу: європейського, євразійського та голарктичного. До європейського типу ареалу належать 102 види, які розділяються на 12 груп поширення. Переважна більшість видів цього типу ареалу становлять європейську та середньоевропейську групи поширення. Це *Aconitum variegatum* L., *Allium ursinum* L., *Anthriscus nitida* (Wahlenb.) Garcke, *Galium intermedium* Schult., *Melampyrum sylvaticum* L., *Myosotis sylvatica* Hoffm. та ін. Наступними за чисельністю є південно- і

північно-середньоевропейські та європейсько-кавказькі (*Chaerophyllum hirsutum*, *Ribes alpinum*, *Prenanthes purpurea* L.) види. Решта, переважно монтанних видів, належить до локальних груп поширення: карпато-балканської (*Campanula patula* L. subsp. *abietina* (Griseb.) Simonk., *Pulmonaria rubra* Schott), карпато-судетської (*Aconitum moldavicum* Hacq.) та альпо-карпато-балканської (*Aconitum paniculatum* Lam., *Soldanella montana* Willd.).

Євроазійський тип ареалу нараховує 81 вид. Ці види розділяються на 5 груп поширення. Найчисельнішими є євроазійська (*Campanula glomerata* L., *Cardamine inpatiens* L., *Carex pallescens* L. та ін.) та західноєвроазійська (*Daphne mezereum* L., *Rubus idaeus* L. та ін.) групи поширення. Малочисельними групами є європейсько-малоазійська (*Chaerophyllum aureum* L., *Galeobdolon luteum* Hudson), євроазійсько-північноафриканська (*Sambucus nigra* L.), євроазійсько-північноафрикансько-іранська (*Stellaria holostea* L.) та ін. Решта видів належить до голарктичного типу ареалу: *Actea spicata* L., *Blechnum spicant* (L.) Roth, *Carex spicata* Hudson, *Circaea alpina* L. та ін.

У складі флори цього темнохвойного ФЦТ переважають бореальні і неморальні види, незначна участь бореально-монтанних – 25 та неморально-монтанних – 25 видів, ще менше монтанних – 21 та субарктобореально-монтанних – 12.

Справжніх видів темнохвойного ФЦТ небагато: *Cardamine flexuosa* With, *Dryopteris expansa* (C.B.Presl) Fraser-Jenkins et Jermy, *Stellaria diffusa* Willd. ex Schlecht., *Viscum abietis* (Wesb.) Fritsch та ін. Найчисельнішу групу становлять види, спільні для темнохвойного та широколистяного ФЦТ: *Acer pseudoplatanus* L., *Actaea spicata* L., *Carex remota* L., *C. sylvatica* Huds., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Festuca drymeja* Mert. et Koch., *F. gigantea* (L.) Vill., *Galium intermedium* Schult., *Hypopithis monotropa* Crantz, *Mycelis muralis* (L.) Dumotr., *Myosotis sylvatica* Ehrh., *Orthilia secunda* (L.) House, *Pyrola minor* L., *Scrophularia nodosa* L. та ін. Багато видів, окрім темнохвойного та широколистяного ФЦТ, часто трапляються на післялісових луках: *Campanula latifolia* L., *Carex contigua* Hoppe, *Chaerophyllum aureum* L., *Corallorhiza trifida* Chatel. та ін. Кількість ендемічних видів незначна: *Carduus bicolorifolius* Klok., *Larix polonica* Racib., *Melittis melisophyllum* L. subsp. *carpatica* (Klokov) P.W.Ball, *Pulmonaria filarszkyana* Jav., *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. Значно більше рідкісних та реліктових видів – *Listera cordata* (L.) R.Br., *Polypodium interjectum* Shivas, *Stellaria diffusa* Willd. ex Schlecht., бореальних *Goodyera repens* (L.) R.Br., *Lilium martagon* L., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Diphasiastrum complanatus* (L.) Rothm та ін.

Оцінка лісорослинних умов за індикаторними видами є достить відносною, що особливо виразно проявляється в гірських умовах, де важливу роль відіграють висота н.р.м., зміна гідро-термічного режиму, експозиція і крутизна схилів тощо, що, значною мірою, нівелює діагностику умов місцезростань за індикаторними видами.

Ґрунтовий покрив Карпат сформований в умовах складної диференціації ґрунтоутворних порід і рельєфу.

Залягання ґрунтотвірних порід вздовж основних хребтів і їх багаторазове чергування зумовило смугастість і мозаїчність ґрунтів, існування локалітетів однакових ґрунтових виділів на різних висотних рівнях, що є однією з причин порушення зональності рослинності.

Жорстка приуроченість видів до певних екологічних умов трапляється дуже рідко. Більшість індикаторних видів мають широку екологічну амплітуду і трапляються в різних умовах місцезростань, що зумовлює необхідність вироблення більш жорстких критеріїв у виділенні індикаторів і оцінці рівня індикативності. Перелік видів індикаторів умов місцезростань складений за матеріалами лісотипологічних досліджень [1, 5, 7] з нашими змінами і доповненнями. Підкреслено головні індикатори конкретних типів лісорослинних умов.

#### Бори

**A<sub>2</sub>:** *Vaccinium vitis-idaea* L.;

**A<sub>3</sub>:** *Homogyne alpina* (L.) Cass.; *Soldanella montana* Willd.; *Vaccinium vitis-idaea* L.

**A<sub>4</sub>:** *Polytrichum commune* Hedw.; *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr.; *Vaccinium myrtillus* L.

**A<sub>5</sub>:** *Sphagnum girgensohnii* Russ.; *Sphagnum squarrosum* Grome; *Vaccinium myrtillus* L.

#### Субори

**B<sub>2</sub>:** *Ajuga reptans* L.; *Calamagrostis villosa* (Chaix) J.F.Gmel.; *Dactylis glomerata* L.; *Epilobium angustifolium* L.; *Fragaria vesca* L.; *Lycopodium clavatum* L.; *Vaccinium vitis-idaea* L.

**B<sub>3</sub>:** *Blechnum spicant* (L.) Roth; *Homogyne alpina* (L.) Cass.; *Huperzia selago* (L.) Bernh.; *Epilobium angustifolium* L.; *Luzula pilosa* (L.) Willd.; *Lycopodium clavatum* L.; *Majanthemum bifolium* (L.) F.W.Schmidt; *Melica nutans* L.; *Pulmonaria rubra* Schott; *Soldanella montana* Willd.; *Vaccinium myrtillus* L.

**B<sub>4</sub>:** *Polytrichum commune* Hedw.; *Vaccinium myrtillus* L.

**B<sub>5</sub>:** *Sphagnum recurvum* Pal.; *Vaccinium myrtillus* L.

#### Сугруди

**C<sub>2</sub>:** *Actaea spicata* L.; *Adoxa moschatellina* L.; *Ajuga reptans* L.; *Asarum europaeum* L.; *Blechnum spicant* (L.) Roth; *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth; *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz; *Carex sylvatica* Hudson; *Convallaria majalis* L.; *Dactylis glomerata* L.; *Epilobium angustifolium* L.; *Festuca gigantea* (L.) Vill.; *Fragaria vesca* L.; *Galeobdolon luteum* Huds.; *Galium odoratum* (L.) Scop.; *Galium schultesi* Vest; *Lathyrus vernus* (L.) Bernh.; *Luzula pilosa* (L.) Willd.; *Lycopodium clavatum* L.; *Milium effusum* L.

**C<sub>3</sub>:** *Actaea spicata* L.; *Adoxa moschatellina* L.; *Asarum europaeum* L.; *Blechnum spicant* (L.) Roth; *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz; *Cardamine glanduligera* O.Schwarz; *Carex sylvatica* Hudson; *Convallaria majalis* L.; *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh.; *Cystopteris sudetica* A.Braun et Mill.; *Dicranum scoparium* Hedw.; *Dryopteris carthusianorum* (Vill.) H.P.Fuchs.; *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott; *Epilobium angustifolium* L.; *Euphorbia amygdaloides* L.; *Festuca drymeja* Mert. et Koch; *Festuca gigantea* (L.) Vill.; *Galeobdolon luteum* Hudson; *Galium odoratum* (L.) Scop.; *Gentiana asclepiadea* L.; *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit.; *Hieracium rotundatum* Kit. et Schultes; *Leucanthemum waldsteinii* (Sch.-Bip) Pz.; *Lilium martagom* L.; *Listera cordata* (L.) R.Br.; *Luzula pi-*

*losa* (L.) Willd.; *Luzula sylvatica* (Hudson) Gaudin; *Lycopodium annotinum* L.; *Lycopodium clavatum* L.; *Majanthemum bifolium* (L.) F.W.Schmidt; *Melica nutans* L.; *Milium effusum* L.; *Oreopteris limbosperma* (All.) Holub; *Orthilia secunda* (L.) House; *Oxalis acetosella* L.; *Polygonatum verticillatum* (L.) All.; *Polystichum aculeatum* (L.) Roth; *Pyrola minor* L.; *Pyrola rotundifolia* L.; *Ranunculus lanuginosus* L.; *Salvia glutinosa* L.; *Streptopus amplexifolius* (L.) DC.; *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit; *Vaccinium myrtillus* L.

**C<sub>4</sub>:** *Aconitum paniculatum* Lam.; *Adenostylis alliariae* (Gouan) A.Kerner; *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz; *Athyrium filix-femina* (L.) Roth; *Caltha palustris* L.; *Carex brisoides* L.; *Cardamine hirsuta* L.; *Chaerophyllum hirsutum* L.; *Chrysosplenium alternifolium* L.; *Circaea alpina* L.; *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott; *Filipendula denutata* (J. et C.Presl.) Fritsch; *Galeobdolon luteum* Hudson; *Geum rivale* L.; *Juncus effusus* L.; *Leucanthemum waldsteinii* (Sch.-Bip) Pz.; *Majanthemum bifolium* (L.) F.W.Schmidt; *Matteucia struthiopteris* (L.) Tod; *Oxalis acetosella* L.; *Petasites albus* (L.) Gaertn.; *Senecio subalpinus* Koch.; *Stellaria nemorum* L.; *Valeriana tripteris* L.

**C<sub>5</sub>:** *Aconitum paniculatum* Lam.; *Caltha palustris* L.; *Carex brisoides* L.; *Carex remota* L.; *Chrysosplenium alternifolium* L.; *Filipendula denudata* (J. et C.Presl.) Fritsch; *Geum rivale* L.

#### Груди

**D<sub>2</sub>:** *Actaea spicata* L.; *Adoxa moschatellina* L.; *Ajuga reptans* L.; *Asarum europaeum* L.; *Brachipodium sylvaticum* (Huds.) Beauv.; *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz; *Carex digitata* L.; *Carex sylvatica* Hudson; *Convallaria majalis* L.; *Dactylis glomerata* L.; *Epilobium angustifolium* L.; *Festuca gigantea* (L.) Vill.; *Fragaria vesca* L.; *Galeobdolon luteum* Huds.; *Galium odoratum* (L.) Scop.; *Galium schultesi* Vest; *Lathyrus vernus* (L.) Bernh.; *Luzula pilosa* (L.) Willd.; *Mercurialis perennis* L.; *Millium effusum* L.; *Poa nemoralis* L.; *Stellaria holostea* L.

**D<sub>3</sub>:** *Actaea spicata* L.; *Adoxa moschatellina* L.; *Aegopodium podagraria* L.; *Ajuga reptans* L.; *Asarum europaeum* L.; *Athyrium filix-femina* (L.) Roth; *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz; *Cardamine glanduligera* O.Schwarz; *Carex sylvatica* Hudson; *Circaea lutetiana* L.; *Convallaria majalis* L.; *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott; *Epilobium angustifolium* L.; *Festuca drymeja* Mert. et Koch; *Festuca gigantea* (L.) Vill.; *Galeobdolon luteum* Hudson; *Galium odoratum* (L.) Scop.; *Glechoma hirsuta* Waldst. et Kit.; *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit.; *Lathyrus vernus* (L.) Bernh.; *Luzula pilosa* (L.) Willd.; *Melica nutans* L.; *Mercurialis perennis* L.; *Milium effusum* L.; *Oxalis acetosella* L.; *Paris quadrifolia* L.; *Salvia glutinosa* L.; *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit.

**D<sub>4</sub>:** *Athyrium filix-femina* (L.) Roth; *Caltha palustris* L.; *Chrysosplenium alternifolium* L.; *Circaea alpina* L.; *Circaea lutetiana* L.; *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott; *Filipendula denutata* (J. et C.Presl.) Fritsch; *Galeobdolon luteum* Hudson; *Geum rivale* L.; *Lysimachia nemorum* L.; *Matteucia struthiopteris* (L.) Tod.; *Oxalis acetosella* L.; *Petasites albus* (L.) Gaertn.

**D<sub>5</sub>:** *Caltha palustris* L.; *Carex brisoides* L.; *Carex remota* L.; *Chrysosplenium alternifolium* L.; *Filipendula denudata* (J. et C.Presl.) Fritsch; *Geum rivale* L.

Для індикації умов місцезростань пропонуються види, що генетично пов'язані з смерековими лісами – бореальні, субаркто-бореально-монтанні, бореально-монтанні і монтанні. Це бореальні види *Blechnum spicant* (L.) Roth, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Lathyrus vernus* (L.) Bernh, *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Pyrola minor* L.; бореально-монтанні – *Cystopteris sudetica* A. Braun et Mill., *Listera cordata* (L.) R.Br., *Luzula sylvatica* (Hudson) Gaudin, *Polystichum aculeatum* (L.) Roth, *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz; субаркто-бореально-монтанні – *Pyrola rotundifolia* L., *Chrysosplenium alternifolium* L.; монтанні – *Aconitum paniculatum* Lam., *Homogone alpina* (L.) Cass., *Soldanella montana* Willd.

Для характеристики участі індикаторних видів у формуванні ФЦТ насамперед слід проаналізувати склад і функціональне значення домінантів. За участю і значенням домінантні види можна розподілити на групи популяційних фітоценотипів. Під терміном "популяційний фітоценотип" розуміємо популяції видів, подібних за своїм значенням в структурі рослинних угруповань, мірою впливу на популяції інших видів, формування середовища головних та другорядних синузій. Залежно від факторів середовища та реакції на ці фактори популяційні фітоцено типи можуть змінюватись і в різних умовах належати до різних категорій.

Домінантні властивості найбільш повно проявляються в центрі еколого-фітоценотичного оптимуму виду. Віддалення від центру еколого-фітоценотичного оптимуму, а також в умовах антропогенного впливу, який змінює звичне для домінанта середовище, участь домінанта змінюється. Це означає, що один і той же ценотип у різних умовах може бути представлений різними популяційними ценоטיפами – хоріонами, для яких у різних умовах відзначались різні типи еколого-ценотичних стратегій (ЕЦС). Типи стратегій відображають здатність популяцій протистояти конкуренції та захоплювати той чи інший об'єм гіперпростору ніш, переживати стреси, спричинені біотичними чи абіотичними факторами і також відображають позицію виду в фітоценозі, характер його взаємовідносин з іншими компонентами [6]. Тип ЕЦС являє собою генотипічний адаптаційний комплекс, який формується геномом популяції. Норма реакції і варіації типу ЕЦС можуть значно змінюватись залежно від біологічних особливостей виду і умов середовища. За характером поведінки види поділяються на три основні групи первинних типів еколого-ценотичних стратегій: віоленти, патіенти та експлеренти з численними перехідними формами [6].

Серед індикаторів лісорослинних умов смерекових лісів субедифікаторами є 9, а асектаторами 15 видів. До субедифікаторів, які є індикаторами лісорослинних умов чистих смерекових лісів належать *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz, *A. filix-femina* (L.) Roth (C<sub>4</sub>), *Vaccinium myrtillus* L. (B<sub>3</sub> -C<sub>3</sub>), *Luzula sylvatica* (Hudson) Gaudin (C<sub>3</sub>); буково-ялицево- і ялицево-буково-смерекових лісів – *Oxalis acetosella* L. (C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>), *Luzula sylvatica* (Hudson) Gaudin, *Petasites albus* (L.) Gaertn, *Vaccinium myrtillus* L. (C<sub>3</sub>), *A. filix-femina* (L.) Roth (C<sub>4</sub>); буково-смерекових лісів – *Galeobdolon luteum* (C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>), *Stellaria nemorum* (D<sub>2</sub>), *Luzula sylvatica*

(Hudson) Gaudin (C<sub>3</sub>); кедрово-смерекових – *Vaccinium vitis-idaea* (A<sub>2</sub>-A<sub>3</sub>), *V. myrtillus* (C<sub>3</sub>, A<sub>4</sub>, B<sub>4</sub>) та ін. Склад індикаторів місцезростань C<sub>3</sub>-D<sub>3</sub> у змішаних смерекових (ялицево-смерекових, буково-смерекових) лісах дуже подібний.

Частина субедифікаторів, завдяки широкій екологічній амплітуді, можуть виступати тільки в ролі індикаторів конкретних, як правило, корінних умов місцезростань, або не можуть бути індикаторами взагалі. До таких видів належать *Vaccinium myrtillus* L., яка виступає індикатором смерекових суборів (*Piceetum myrtillosum*) на верхній межі поширення смерекових лісів. *Vaccinium myrtillus* L. зростає як у мезотрофних, так і у оліготрофних умовах від рівнини до альпійського поясу, де утворює як корінні, так і похідні угруповання. Це ж стосується евритрофного виду *Oxalis acetosella* L.

В той же час існують групи індикаторних видів, які, певною мірою, можна вважати облігатними. У смерекових лісах такими видами є *Blechnum spicant* (L.) Roth, *Listera cordata* R.Br., в букових – *Allium ursinum* L., *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit., *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm., *Scopolia carniolica* L. та ін. Характерними індикаторами смерекових лісів на верхній межі поширення на оглеєних буроземних ґрунтах є субедифікаторний вид *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin (C<sub>3</sub>).

Похідні смеречини, що виникли на місці букових лісів, вирізняються присутністю у трав'яному покриві характерних фагетальних видів – *Galium odoratum* (L.) Scop, *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz та ін.

Фагетальні види (*Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. et Willd, *Cardamine glanduligera* O.Schwarz, *Aposp-eris foetida* (L.) Less.) зростають по всьому ареалу смерекових лісів, у високогір'ї в сланиках сосни муго і вільхи зеленої. В цих умовах вони представлені популяціями регресивного типу, спостерігається зміщення вікових спектрів до субсенільних і сенільних груп та відсутність генеративного поновлення. На верхній межі поширення смерекових лісів і сланиках ці види представлені реліктовими популяціями, що залишились від букових лісів раннього голоцену, коли верхня межа бука піднімалась до висоти 1600-1700 м н.р.м.

Визначення достовірності індикативності можливе в умовах стаціонарних досліджень на конкретних пробних площах у різних типах лісу і у різних районах Карпат. Мета таких досліджень – виявлення найбільш показових ділянок конкретних типів лісу, які можуть використовуватись як маркери лісотипологічних умов. Окрім досліджень екологічних параметрів (температурного режиму, ґрунтів, вологи та ін.), вони б включали комплексне вивчення популяційної структури і типів стратегій індикаторних видів. Такі дослідження дали б можливість наблизитись до більш глибокого розуміння і визначення, які характеристики (показники) рослинного покриву відображають ті чи інші умови місцезростань.

В первинних умовах у більшості субедифікаторів і асектаторів виробився певний тип стратегії, який найчастіше проявляється у пристосуванні до існування в умовах з нестачею світла, тепла, вологи, мінерального живлення та інших ресурсів. У більшості з них

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

Представники стратегій  $S_K$  – це види, що знаходяться під постійним фітоценотичним тиском віолентів, який може бути різним за інтенсивністю і проявлятися по-різному залежно від конкретних умов. Більшість субедифікаторів лісових ФЦТ належать до  $S_K$ -стратегії і пристосовані до зростання в умовах сильного затінення.

Стратегії  $S_K$  мають також асектаторні види, при цьому більшість з них належить у лісових ФЦТ до фітоценотичних пацієнтів. Стратегію фітоценотичних сезонних і флуктуаційних експлерентів  $R_L$  у природних ФЦТ має незначна кількість видів. До них належать ефемероїдні види, постійно присутні в стадії насіння або вегетативних зачатків, які дають спалах розвитку з настанням сприятливих умов – *Crocus heuffelianus* Herbert, *Cardamine glandulifera* O.Schwarz, *Leucojum vernum* L., *Isopyrum thalictroides* L. та інші. Стратегія поведінки кожного виду має чітко виразний індивідуальний характер, вона може змінюватись залежно від екологічної або фітоценотичної ситуації. Первинні типи стратегій в чистому вигляді трапляються досить рідко і характерні для обмеженого числа видів.

Не менший інтерес становить вивчення вторинних типів стратегій, поява яких зумовлена антропогенними змінами умов середовища. Головною причиною виникнення вторинних стратегій є зміни природного середовища, що призводить до втрати загальних запасів фітомаси, зниження інтенсивності біогеохімічних циклів, порушення механічного складу ґрунтів, їх водного режиму, співвідношень між нагромадженням

та розкладом підстилки, складом мікро- і макроелементів. Зміни рослинного покриву, що проявляються у розширенні площ вторинних фітоценозів, призводять до значних коливань температури повітря і ґрунту, розподілу опадів та снігового покриву, випаровування та ін. Такі зміни комплексу екологічних факторів спричиняють появу у субедифікаторних видів вторинних типів стратегій – KS, KR, RS, KRS.

Вивчення структур популяцій індикаторних видів передбачає дослідження чисельності, динаміки, вікової структури, біомаси і продуктивності.

#### ЛІТЕРАТУРА

1. Герушинский З.Ю. Определитель типов леса Украинских Карпат. – Львов, 1988. – 164 с.
2. Голубец М.А. Ельники Украинских Карпат. – К.: Наук. думка, 1978. – 264 с.
3. Голубец М.А., Малиновський К.А. Рослинність// Природа Українських Карпат. – Львів: Вид-во Львів. ун-ту, 1968. – С. 125–155.
4. Малиновский А.К. Монтанный элемент флоры Украинских Карпат. – К.: Наук. думка, 1991. – 240 с.
5. Милкина Л.И. Методика крупномасштабного реконструктивного геоботанического картирования. – К.: Наук. думка, 1984. – 136 с.
6. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985. – 136 с.
7. Остапенко Б.Ф. Определительные лесотипологические таблицы и растения-индикаторы// Тр. Харьк. с-х ин-та. – 1961. – 30. – С. 117–234.

*A. Malynovsky*

#### DARK-CONIFER FLORA-COENOTYPE OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS

*The results of studies of indicated species of fur-tree forests of the Ukrainian Carpathians are given. For the purpose to indicate habitat conditions, the species genetically connected with fur-tree forests are proposed. Except studies of ecological parameters – temperature regime, grounds, damp etc. while estimating authenticity of indicated species, complex study of population structure and types of stratage of indicated species is required.*