

УДК 581.9

МЕТОДОЛОГІЯ ХАРАКТЕРИСТИКИ СИНТАКСОНІВ ЯК БАГАТОПАРАМЕТРИЧНИХ СИСТЕМ

*О.О.Сенчило**, *І.В.Гончаренко***,

**Київський університет імені Тараса Шевченка,*

***Київський національний лінгвістичний університет,*

Вступ

Практично всі дослідження, що стосуються класифікації рослинності, супроводжуються якісною характеристикою виділених синтаксонів, але чи завжди така характеристика, що наводиться різними авторами, виявляється корисною з точки зору порівняльних співставлень синтаксонів?

На жаль, в більшості випадків – ні, і головна тому причина – неуніфікованість, відсутність єдиного плану характеристики синтаксонів: один автор наголошує на одних аспектах, інший – зовсім на інших, що здаються йому більш важливими. В результаті для порівняльного співставлення синтаксонів лишається практично єдиний критерій – видовий склад. Звичайно, що наведення повного видового складу фітоценозів є однією із найсуттєвіших переваг флористичної класифікації перед домінантною, але хіба повинні лишитися «поза сценою» всі ті характеристики, котрі подаються описово під фітоценотичними таблицями? Ми вбачаємо, що обґрунтований вихід із даної ситуації – уніфікація цієї описово-якісної характеристики, котра повинна здійснюватися за одним планом. Спробуємо простежити хід фітоценологічного дослідження крок за кроком.

Теоретична концепція

Об'єктом досліджень у фітоценології виступає рослинний покрив певної території, предметом – дослідження закономірностей його ценотичної (синтаксономічної) диференціації, характеристика флористичних комплексів (ценофлор) основних асоціацій та вивчення процесів їх антропоїчної трансформації. Ценотична диференціація рослинного покриву відображається синтаксономічною схемою, котра в ієрархічній структурі та підтверджена синтаксономічними таблицями показує місце виділених фітоценозів (типів фітоценозів) в системі вже описаних синтаксонів. Розробка синтаксономічної схеми класифікації рослинності певного регіону – одна із першочергових задач.

З іншого боку, кожна асоціація – певна «фракція» флори регіону в цілому, котра в силу екологічної специфіки займає певні місцезростання і уникає інших. Це ніби погляд на одну й ту ж проблему диференціації рослинного покриву з іншого боку, адже загальний список конкретної флори, яким би незначним він не був, ніколи не трапляється в одному місці, а «розподілений» у видових списках різних асоціацій.

Таким чином, якщо в першому випадку кожна асоціація аналізується з ценотичної точки зору, з точки зору її структури з урахуванням рясності і константності видів, рівноцінних між собою за іншими критеріями (екологія, біоморфологія, географія і т.д.), то в другому випадку – видовий склад асоціації постає як своєрідна «флора» зі своєю екологічною, біоморфологічною, систематичною, географічною структурою, але при цьому не беруться до уваги ценотичні характеристики видів – рясність та константність, а аналізується видовий склад (список) асоціації.

Отже кожен синтаксон будь-якого рівня являє собою параметричну сукупність (систему) елементів. Ця система носить імовірнісний характер, тобто не є детермінованою, кожен елемент – вид в цій системі не є жорстко зв'язаним з іншими видами. Вид як елемент системи постає в двох площинах аналізу: як елемент флори, і як елемент рослинності. Як елемент флори він має такі характеристики, що іманентно йому притаманні і не залежать від того, до складу якої саме асоціації він входить, чи в якому типі угруповань аналізується. Це екологічні, біоморфологічні, хорологічні параметри видів. Тому види утворюють підсистему – флору асоціації, або ценофлору, а її параметри визначаються параметрами складових-видів. Як елемент рослинності кожен вид характеризується, рясністю, траплянням, фітоценотипом і т.п. Цим визначається інша площина аналізу, інша параметрична підсистема – ценотична. Таким чином будь-який синтаксон – це багатопараметрична система, і єдиний шлях до уніфікації її якісно-описової характеристики – аналіз за кожним із параметрів.

Польовий етап досліджень

Основна частина польових геоботанічних обстежень проводиться маршрутним методом, деколи разом з екологічним профілюванням найбільш цілісних та різноманітних за умовами ділянок рослинності, що збереглися. Таке дослідження завжди є вибірковим і має на меті охопити основні типи місцезростань у вказаному регіоні, а отже і синтаксономічну різноманітність рослинного покриву. Критерієм репрезентативності є поступова стабілізація і зменшення приросту списку видів, що фіксуються [15]. В якості модельних вибираються як правило об'єкти природно-заповідного фонду або певний цілісний тип місцевості в межах ландшафту. Описи фітоценозів здебільшого виконуються в природних межах фітоценозів, котрі визначаються

більш-менш помітною межею домінування фонового виду(ів), або на стандартних описових ділянках з фіксацією рясності видів за традиційною шкалою Браун-Бланке (+, 1, 2, 3, 4, 5) [22, 23, 46, 51].

Камеральний етап досліджень

Камеральний етап розпочинається введенням одержаних польових даних в комп'ютер з наступним використанням методики перетворення фітоценотичних таблиць за Браун-Бланке, котра на сьогодні має значну кількість алгоритмів та модифікацій [1, 14, 17, 51]. Групи подібних описів, що при цьому виділяються (фітоценони), ідентифікують з використанням порівняльно-флористичного аналізу з використанням протомусів, статей, зведень по синтаксономії [2, 8, 18, 19, 32, 48, 49]. Слід зважати, що в будь-якому регіоні серед фітоценонів виявляються такі, що не «вписуються» в існуючі синтаксономічні схеми. Головне при цьому – обґрунтовано підходити до виділення нових одиниць. Інколи переважання первинносукцесійних рослинних комплексів призводить до описання нових синтаксонів високого рангу на основі випадкових комбінацій видів локального характеру або річних флуктуаційних варіантів одного типу угруповань, які істотно «засмічують» синтаксономію. З іншого боку, існує тенденція віднесення виділених фітоценонів до існуючих синтаксонів лише за 2-3 видами, що включені в назву асоціації, внаслідок чого їх ареал виявляється невиправдано широким.

Характеристика синтаксонів

Наступний етап – якісна характеристика описаних синтаксонів. Вкрай необхідно запровадити якийсь однотипний шаблон цієї характеристики, який би, з одного боку, був достатньо повним і охоплював всі можливі «сторони» синтаксону, що характеризується, з іншого, був би загальноприйнятим. Подаючи свій власний погляд на цю проблему, ми не намагаємося представити єдиний правильний варіант, але уніфікація «якісної» частини синтаксономії на сьогодні вкрай необхідна, і алгоритм, що пропонується – один із варіантів цієї формалізації. Загальний план характеристики синтаксону наступний:

◆ Номенклатура:

1. валідна назва;
2. синоніми.

◆ Фітоценотична характеристика:

1. флористичне багатство синтаксону (кількість видів об'єднаного списку синтаксону);
2. флористична насиченість фітоценозів (вид/опис);
3. зімкнутість деревостану, чагарникового ярусу, проективне покриття травостою (середнє значення);
4. діагностичні (характерні, константні, домінуючі) види;
5. фітоценотип певного виду із складу асоціації та співвідношення різних фітоценотипів в асоціації за кількістю видів;
6. співвідношення кількості видів різних класів (I-V) константності;
7. приуроченість видів із складу асоціації до певних синтаксономічних одиниць;
8. приуроченість видів до певних екогруп;
9. флористичне багатство у локалітетах (місцезростаннях) видів із складу асоціації.

◆ Композиційний аналіз:

R-аналіз (аналіз міжвидової асоційованості)

1. абсолютна зв'язність;
2. відносна зв'язність;
3. середня міцність зв'язків між видами.

Q-аналіз (аналіз подібності між описами)

1. середня подібність між описами синтаксону.

◆ Синтаксономічне положення:

1. положення в синтаксономічній ієрархії;
2. спряжені синтаксономічні ряди.

◆ Екологічна оцінка:

1. середні значення екологічних чинників для синтаксону (екологічний центр);
2. екологічні ряди видів за певним фактором (екологічні межі).

◆ Аналіз географічної структури:

Регіональний принцип районування

1. європейський;
2. західноєвропейський;
3. східноєвропейський;
4. північноєвропейський;
5. середземноморський;
6. західносибірський;

7. сибірський;
8. азійський;
9. центральноазійський;
10. західноазійський;
11. альпійський;
12. кавказький;
13. австралійський;
14. африканський;
15. американський.

Зональний принцип районування

1. арктичний;
2. бореальний;
3. північнотемператний;
4. південнотемператний;
5. субмеридіональний;
6. меридіональний;
7. субтропічний;
8. тропічний;
9. австралійський.

Районування в системі «океанічність-континентальність»

1. еуокеанічний;
2. субокеанічний;
3. субконтинентальний;
4. еуконтинентальний.

Кліматичні чинники фітоіндикації

1. термоклімат (Term)
2. континентальність (Kont)
3. омброрежим (Ombr)
4. кріорежим (Stio)
- ◆ Таксономічний аналіз.
1. спектр провідних родин
- ◆ Відношення до антропогенного фактору:
1. коефіцієнт антропогенної трансформації;
2. спектр гоміогенності; наявність адвентивних видів.
- ◆ Біоморфологічний аналіз:

Класифікація біоморф за К. Раункієром

1. фанерофіти;
2. нанофанерофіти;
3. хамефіти;
4. гемікриптофіти;
5. геофіти;
6. паразити;
7. напівпаразити;
8. гідрофіти;
9. ліани;
10. сапрофіти;
11. епіфіти;
12. талофіти;

терофіти. Класифікація екостратегій

1. конкуренти (С-тип);
2. толеранти (S-тип);

рудерали (R-тип). Класифікація за І.Г. Серебряковим

1. дерево
2. кущ
3. кущик
4. одно-
5. дворічник;
6. трав'янистий полікарпик

Класифікація за типом пагоноутворення

1. бульбоутворюючий;
2. гіллястокореневий;
3. довгокореневищний;
4. каудексовий;
5. короткокореневищний;
6. мичкокореневий;
7. повзучестолонний;
8. позбавлений коренів;
9. стрижнекореневий;
10. цибулинний.

Розглянемо ці складові детальніше.

Номенклатура. Загалом синтаксономічна номенклатура – це система назв синтаксонів та правил їх застосування, які регулюються Кодексом фітоценотичної номенклатури [3]. Наявність такого Кодексу є однією із суттєвих переваг системи Браун-Бланке над домінантною, в котрій правила використання назв асоціацій мало уніфіковані. За назвою асоціації чи іншого синтаксону ми зберігаємо лише її значення в якості «бирки» чи «етикетки», тобто синтаксономічна назва не повинна повністю відображати особливості екології чи видового складу синтаксону. Синонімічні назви, що є частиною номенклатури – це назви, які були запропоновані пізніше першої валідної назви синтаксону, мають інше написання, але описують один і той же тип угруповань.

Фітоценотична характеристика. Фітоценотична характеристика – це характеристика, яка дається синтаксону як списку рівноцінних за екологією, географією і т.п. видів, котрі складають його видовий склад (надалі – флору асоціації, ценофлору), але різняться рясністю, константністю, ценотичною роллю і т.п.

До фітоценотичних характеристик перш за все належить загальна кількість видів об'єднаного списку, тобто флористичне багатство або флористична насиченість асоціації (синтаксону). Можна розрізняти синтаксони досить багаті видами і флористично збіднені. Слід враховувати, що цей показник залежить від загальної кількості описів для даного синтаксону і, особливо при малій їх кількості, не може слугувати в якості порівняльного критерію. В той же час відношення кількості видів об'єднаного списку до загальної кількості описів може цілком слугувати цій меті. В деякому розумінні його можна прийняти як альфа-різноманіття за Р. Уїттекером [33]. Одночасно із таким усередненим флористичним багатством подається мінімальне і максимальне значення видів в певних фітоценозах.

До фітоценотичних показників належить зімкнутість деревостану, що залежить від його віку, походження, складу і визначає режим освітлення у фітоценозі, та покриття травостою, за яким слід розрізняти фітоценози з дуже зрідженим трав'янистим покривом, особливо на пісках, та, навпаки, зрілі ценози з густим травостоєм.

Якщо відділити один фітоценоз від інших, можна визначити константність видів в його складі і, залежно від ступеня їх приуроченості саме до даного фітоценозу – діагностичне значення. За діагностичним значенням види можна поділити на характерні, амплітуда яких на 75% зосереджена всередині даного фітоценозу, і константні, що мають трапляння в складі фітоценозу не менше 75%, але які не підпадають під перший критерій. Значення для описової характеристики синтаксону мають також домінанти і співдомінанти (кодомінанти), до яких відносимо види, що мають рясність за шкалою Браун-Бланке 3-5 не менш ніж у 50% випадків «всередині» даної асоціації.

Константні, характерні і домінантні види становлять в сукупності діагностичні і є ключем для визначення синтаксонів за флористичними ознаками. Наявність значної кількості константних видів і незначної характерних свідчить, як правило, про перехідний, транзитивний тип фітоценозу. Характерні види – нечастий випадок, практично більшість видів, що вважалися за характерні, при розширенні масштабів обстежень або з переходом на іншу територію виявляються «нехарактерними». Домінантні види в силу своєї фізіономічності і широкого поширення є чудовою, хоча і досить наближеною «прив'язкою» на місцевості [6]. До того ж послідовники системи Браун-Бланке не відкидають, а, навпаки, активно використовують критерій домінування, хоча і не роблять його єдиним класифікаційним критерієм. Слід зазначити, що «масштаби» характерності, константності і домінування змінюються в залежності від рівня синтаксономічної ієрархії.

Різні фітоценози мають різний характер «вертикальної» структури. Якщо для конкретного фітоценозу – це розподіл за ярусами, то у абстрактній одиниці фітоценозу – це окремі «прошарки» видів різних класів константності від I до V класу. Співвідношення за кількістю видів у цих «прошарках», так само як і % видів, що трапляються дуже рідко, залежить від двох чинників. Деякі синтаксони мають значну кількість «наскрізних» видів, наприклад асоціації боліт, і ця риса є природною, визначається іманентними властивостями організації. З іншого боку, в блоках асоціацій, що погано «збиті», погано класифі-

ковані, відсоток рідкісних видів за інших рівних умов збільшується, оскільки описи охоплюють ширший еколого-фітоценотичний діапазон.

Зазначене має і зворотну силу. Кожен вид, його екологію можна охарактеризувати тими синтаксонами, для яких він має діагностичне значення, окремо для тих синтаксонів, де є характерним, константним чи домінуючим. Оптимальним синтаксономічним рівнем для такої характеристики слід вважати рівень союзів, бо, з одного боку, він не настільки гетерогенний як клас чи порядок, тому досить детально визначає положення амплітуди виду, з іншого боку – більш означений, чим синтаксон рівня асоціацій. Цей підхід характеристики місцезростань виду є значно точнішим, чим прийнятий у більшості вітчизняних флор, наприклад «вид трапляється на луках, схилах, сонячних місцезростаннях», і є цілком досяжним на сучасному рівні розвитку синтаксономії. Слід зазначити, що така практика характеристики місцезростань видів здавна використовується у флорах, де напрямок сигматизму розвивається здавна [52, 53].

Одним із важливих ценотичних параметрів є фітоценотип [37]. Фітоценотип можна розглядати інакше як реалізацію життєвої форми в конкретному ценотичному оточенні. Дотримуючись традиційного поділу, ми розрізняємо такі фітоценотипи: едифікатор, домінант, асектатор, інгредієнт. На жаль, в літературі ці фітоценотипи характеризуються лише якісно як «перетворювач середовища», «вид значної (малої) рясності» і т.п. Але якої саме рясності? Ми пропонуємо використовувати більш точний критерій. Інгредієнт – це вид, що має середнє значення рясності <math><1.2</math> (за умови рясність «+» за Браун-Бланке відповідає 1, рясність «1» за Браун-Бланке – 2 і т.д.). Асектатором називаємо вид, якщо він не підпадає під попередній критерій і має рясність «3-5» менше ніж в 10% випадків загального трапляння виду, домінантом – рясність «3-5» в 10-50% випадків, едифікатором – понад 50% випадків. Останнє визначається тим, що причиною такого «частого» домінування є не сприятливість екотопу, а біологічна властивість виду трансформувати свій біотоп внаслідок конкурентної потужності життєвої форми, тобто проступає якби «домінування» життєвої форми, її впливу на середовище над екотопом, а відтак і едифікаторний вплив.

Кожен вид трапляється в певних фітоценозах, котрі можна розглядати як його локалітети. Одні з видів, здебільшого бур'яни, трапляються у локалітетах, бідних видами, оскільки їх стратегія зводиться до зайняття вільних екологічних ніш у слабкосформованих ценозах. З іншого боку, вид навпаки тяжіє до флористично багатих ценозів, отже інтегральний показник, що характеризує дану тенденцію – середнє флористичне багатство локалітетів за участю даного виду, що визначається середньою кількістю видів на фітоценоз.

Композиційний аналіз. Композиційний аналіз або аналіз флористичної композиції – це емпіричний метод дослідження міжвидової асоційованості (R-аналіз) та ступеня флористичної подібності між описами (Q-аналіз). В обох випадках синтаксон розглядається як окремість, не аналізуються продовження амплітуд видів в інших синтаксонах. Можна заперечити, що це вносить певні обмеження, але ж даний метод – аналіз складу і структури (композиції) саме даного синтаксону, причому сьогодні є загальноприйнятим використання одних і тих же видів для діагностики різних синтаксонів (диференційні види). Застосування композиційного аналізу має сенс хоча б при кількості описів більшій або дорівнюючій п'яти.

Які ж показники є важливими для трактування результатів композиційного аналізу? Розглянемо окремо два підходи: це R-аналіз та Q-аналіз. В першому випадку застосовуються коефіцієнти подібності в парних порівняннях «вид-вид» для тієї частини амплітуд обох видів, котрі зосереджені всередині даного синтаксону. Ми застосовували коефіцієнт, котрий змінює свої значення від -1 до +1, приймаючи значення 0 у випадку 50% перекривання амплітуд видів: $K = (4c - a - b)/(a + b)$, де a – кількість випадків сумісного трапляння, a і b – загальна кількість випадків трапляння двох видів відповідно. Так у випадку 50% перекривання амплітуд двох видів: $c = 3$, $a = 6$, $b = 6$, причому $c/a = 0,5$, то $K = (4*3-6-6)/(6+6) = 0$. Якщо перекривання амплітуд двох видів менше 50%, то $K < 0$ і навпаки.

На першому етапі розрахунків одержуємо кореляційну матрицю асоційованості між всіма видами даної асоціації (надалі ми неодноразово будемо вживати термін «кореляція», але не в розумінні загальноновживаного в статистиці коефіцієнта кореляції, а в значенні «асоційованість, спряженість, подібність»).

Важливим показником є кількість зв'язків даного виду з іншими видами флори асоціації (абсолютна зв'язність), тобто ступінь його «тяжіння» до основної частини видового складу. Звичайно, що випадковий вид асоціації буде мати слабке «тяжіння» до більшості видів і навпаки. Чим з більшою кількістю інших видів зв'язаний даний вид (в ідеалі – з усіма), тим «міцнішою» є кореляційна структура міжвидової асоційованості.

Зрозуміло, що види високого рівня константності будуть мати більший показник «тяжіння» і більшу кількість позитивних зв'язків з іншими видами в силу того, що їх амплітуда може «перекрити» більшу частину видів меншого трапляння. Таким чином ценотична роль видів різного трапляння різна: константні види, маючи найбільшу кількість зв'язків з іншими видами виступають як «види-консолідатори», в той час як види середнього трапляння, особливо якщо вони обособлюють окремі субасоціації чи варіанти є «видами-структуризаторами». Слід зазначити, що недолік згаданого показника – залежність його від загальної кількості видів у флорі асоціації, бо вона лімітує максимальну кількість зв'язків з усіма видами, що дорівнює $(n^2-n)/2$, де n – кількість видів флори асоціації. Таким чином відношення, наприклад 1 : 6, що означає зв'язок позитивною кореляцією одного виду з 6 іншими видами, може виявитися для бідних видами ценозів – значним та

навпаки для флористично багатих. Якщо флористичне багатство деякої асоціації – 12 видів, то відношення 1 : 6 показує, що 1 вид «організує» 50% загальної флори угруповання. В іншому випадку, коли флористичне багатство становить 60 видів, це лише 10 %.

Відносний показник, що характеризує ступінь міжвидової асоційованості і не залежить від загальної кількості видів асоціації ми назвали відносною зв'язністю, або просто зв'язністю. Цей показник коливається в межах від 0%, тобто вид не зв'язаний з жодним іншим видом, що як правило спостерігається для видів рідкісних, заносних чи фрагментів інших асоціацій, до 100%, ідеальний випадок, коли 1 вид «організує» всю флору асоціації.

Показником міцності зв'язків одного виду з іншими є середнє значення коефіцієнтів міжвидової асоційованості. Звичайно, що цей показник залежить в першу чергу від співвідношення позитивних і негативних кореляцій одного виду з усіма іншими. В той же час, оскільки негативні кореляції між видами не мають «консолідуєчого» ефекту, то при розрахунках середньої міцності зв'язків ми враховуємо лише позитивні зв'язки між видами, відкидаючи негативні кореляції, навіть, якщо такий зв'язок один. Даний хід можна вважати обґрунтованим, оскільки велика кількість негативних кореляцій одного виду з іншими відобразиться на показнику зв'язності, бо максимальна зв'язність 100% досягається лише тоді, коли всі кореляції між видами позитивні. В той же час велика кількість негативних кореляцій («сили відштовхування») призведе до зниження показника зв'язності до 0. Врахування лише позитивних кореляцій при знаходженні середньої міцності зв'язків одного виду з іншими пояснює той факт, що в значній кількості випадків для видів низької константності середня міцність зв'язку виявляється дещо більшою, ніж для видів високої константності.

Зазначене щодо різної ролі у фітоценоні видів високої і низької константності дозволяє проводити композиційний аналіз окремо для видів кожного з I-V класів константності та для всього видового складу. У випадку розмежування цих підходів виникає поняття «внутрішній зв'язок», «внутрішня зв'язність» та «зовнішній зв'язок», тобто окремо зв'язки між видами одного класу константності та між видами різних класів. Якщо уявити фітоценоз як шарувату структуру, що складається з п'яти прошарків відповідно до I-V класів константності, то сила зв'язків всередині одного прошарку («горизонтальна зв'язність») як правило більша, аніж між сусідніми прошарками («вертикальна зв'язність»), причому сила зв'язку видів одного класу константності з видами іншого поступово зменшується, чим вони є більш віддаленими. Існують різні типи фітоценотичної композиції: в одних випадках зв'язки між «прошарками» міцні, в інших – значно слабкіші, коли асоціація складається з відносно незалежних структур, синузій. Співвідношення горизонтальної та вертикальної зв'язності відображається показником питомої ваги внутрішніх зв'язків до всієї кількості зв'язків одного виду з іншими. Якщо взяти попередній приклад 1 : 6, причому серед цих 6 видів, з якими даний вид має позитивний зв'язок, 3 перебувають в межах того ж класу константності, то внутрішня зв'язність складає 50%. Відповідно можна розрахувати і середню міцність зв'язку для одного блоку константності та між блоками видів різної константності.

Повертаючись до попереднього прикладу 1 : 6, зазначимо, що серед 6 зв'язків, наприклад, 2 можуть виявитися з видами більш високої константності, інші 4 – з видами більш низької. Якщо уявити фітоценотичну таблицю як відсортований за зниженням константності список видів, то перших два зв'язки є «висхідними», інших чотири – «низхідними». Інакше, «висхідні» зв'язки – це відношення включення між амплітудами, крайній випадок якого – повне зосередження амплітуди одного виду всередині амплітуди іншого.

Можливий аналіз і всієї кореляційної структури асоціації, зокрема за таким параметрами як середня міцність всіх зв'язків між видами. Якщо уявити, що всі коефіцієнти міжвидової асоційованості мають порогове значення сили зв'язку, цікаві результати дає дослідження параметру зв'язності кореляційних структур у вертикальному аспекті, тобто при поступовому підвищенні порога міцності зв'язку. Даний підхід досить споріднений до методу кореляційних плеяд [38]. Так при $p > 0,75$ виділяються тільки найсильніші кореляції, починають «викристалізовуватися» плеяди асоційованих видів, котрі поступово наростають при $p > 0,25$, $p > 0,5$. При $p > 0$ враховуються всі позитивні міжвидові кореляції, таким чином весь «залишок», коли зв'язність при $p > 0$ не сягає 100%, припадає на негативні кореляції між видами.

У випадку Q-аналізу площа аналізу дещо інша. В даному випадку порівнюються за видовим складом один опис асоціації з іншим [7, 20, 21]. Цей підхід більш класичний і вживаний у фітоценології, деколи використовується безпосередньо на етапі обробки фітоценотичних таблиць. Для визначення видової подібності між описами однієї асоціації ми використали коефіцієнт Кульчинського [28, 42], котрий виражається як середнє арифметичне коефіцієнтів включення амплітуди виду А в амплітуду виду В, та виду В у вид А: $K = (c/a + c/b)/2$, де c – кількість спільних видів у обох фітоценозах, a і b – загальна кількість видів в кожному з фітоценозів, c/a – включення амплітуди виду В у вид А, c/b – виду А у амплітуду виду В, c – їх перекривання.

За результатами Q-аналізу інформацію для експертної оцінки правильності групування описів у фітоценоз дає підрахунок середнього значення коефіцієнтів подібності між всіма описами певної асоціації. Чи цей показник більший, тим кращою є класифікація і «щільнішим» фітоценоз та навпаки. Крім середнього важливим є максимальне і мінімальне значення коефіцієнтів між описами асоціації, оскільки перше дозволяє виділити пару

найбільш подібних описів, друге – крайні варіанти, можливо належні до різних асоціацій.

Таким чином композиційний аналіз – це сукупність методів, що дозволяють проаналізувати міжвидову асоційованість, подібність між фітоценозами і оцінити кореляційну структуру виділеної асоціації. Ознаками «добрих» синтаксонів можуть бути висока кількість зв'язків одного виду з іншими, значні показники зв'язності як всередині блоків видів певного класу константності, так і між блоками, відсутність значимих кореляцій між видами на низьких рівнях константності (це свідчить про наявність підструктур – субасоціацій, варіантів, фрагментів інших асоціацій), значні показники зв'язності при високих порогах міцності зв'язку $r > 0.75$, високі значення середньої міцності зв'язків між видами, а при Q-аналізі також значна подібність між описами.

Синтаксономічне положення. Аналіз синтаксономічних зв'язків виділеного фітоценозу в системі вже описаних синтаксонів – один із найважливіших етапів синтаксономічної інтерпретації. Дуже важливо знайти правильне місце виділеного фітоценозу в синтаксономічній структурі рослинності певного регіону. Синтаксономічна інтерпретація повинна проводитися «зверху-донизу», тобто спочатку здійснюється віднесення фітоценозу до певного класу, порядку, союзу і т.д., а не навпаки. Досвід синтаксономічної інтерпретації показав, що практично не існує «чистих» фітоценозів, котрі б однозначно вкладалися в певний синтаксон. Не слід в даному випадку надто захоплюватися виділенням нових одиниць, оскільки одне з найважливіших завдань класифікації рослинності – це знайти місце конкретного типу угруповань в системі подібних, зближивши їх таким чином. Навіть якщо деякі діагностичні види описаної асоціації не співпадають з діагностичними чи диференціюючими даного фітоценозу, але існує значна екологічна тотожність між ними, необхідно відносити фітоценоз до такої асоціації. Саме це і розуміють, коли ведуть мову про синтаксономічну корекцію [21].

Подібність синтаксону до декількох асоціацій чи союзів ігнорують, вибираючи найбільш близький в ряду спряжених одиниць. Загалом цей погляд правильний, але самі ряди спряжених одиниць поруч з синтаксономом, що стоїть в центрі екологічного ряду, теж можуть слугувати діагностичним критерієм: до яких саме синтаксонів тяжіє даний фітоценоз? Якщо уявити всю синтаксономічну структуру як зоряне небо, то, включаючи в синтаксономічну інтерпретацію ряди спряжених синтаксонів, ми ніби «вираховуємо» положення конкретної зірки відносно інших, поступово звужуючи радіус пошуку. Таким чином аналіз синтаксономічного положення слід здійснювати, по-перше, ієрархічно і поступово від вищих рівнів до нижчих, по-друге, наводити синтаксономічні спряжені ряди, тобто перелік синтаксонів, діагностичні види котрих представлені у видовому складі даного фітоценозу («фрагменти»). Перелік асоціацій, до яких «тяжіє» даний фітоценоз, що у більшості синтаксономічних робіт лишається «поза сценою», в даному випадку надає синтаксономічній інтерпретації більшої чіткості, визначаючи альтернативні варіанти синтаксономічної інтерпретації, а не видаючи прийнятий варіант за догму, більше того, що рослинність внаслідок своєї динамічності і імовірного характеру ніколи не може стати догмою однієї класифікації.

Екологічний аналіз. Це один із найсуттєвіших моментів аналізу синтаксону. Нерідко він здійснюється якісно, шляхом подання автором стислої словесної характеристики екотопу. Але лише такого підходу недостатньо і не через неточність характеристики, а внаслідок важкості уніфікації такої характеристики при порівняльних співставленнях екотопів асоціацій, виділених і описаних різними авторами. Один автор, наприклад, характеризує ґрунти, інший – за освітленням, зволоженням і т.п., і виходить, що така якісна описова характеристика екотопу є похідною спостережливості кожного автора. Вихід з такої ситуації єдиний – уніфікація, а єдина відома на сьогоднішній день вдала спроба цієї уніфікації – метод фітоіндикації за строго визначеними факторами з використанням екологічних шкал [11, 35, 39].

В більшості модифікацій методу розраховується середнє значення з екологічних оцінок видів, чи то зважене певною мірою трансформованими значеннями рясності видів, чи просто для списку видів, тобто як середнє арифметичне. Але основний фактор, який впливає на якість підрахунків не стільки підхід до знаходження середнього, скільки повнота вихідних екологічних шкал. Для фітоіндикаційних розрахунків ми скористалися шкалами Н. Ellenberg [45, 47], котрі за такими чинниками як вологість, кислотність, вміст азоту та освітлення є найбільш повними. Для кожної асоціації розраховується середнє значення кожного із зазначених факторів (F – вологість, R – кислотність, N – вміст азоту, L – освітлення). Одержані значення достатньо чітко і однозначно характеризують екологічний центр асоціації. При достатній кількості описів в асоціації можна розрахувати також коефіцієнт варіації. Як відомо, цей показник дає оцінку загальному «розкиду» конкретних значень відносно середнього, і, на відміну від середньоквадратичного відхилення, не залежить від абсолютної розмірності шкали, бо виражається у відсотках. Значний коефіцієнт варіації за певним фактором опосередковано вказує на значну протяжність екологічної амплітуди даної асоціації саме за таким фактором, який в першу чергу і визначає її внутрішню диференціацію.

На жаль, підрахунок лише середнього значення дещо «затьмарює» конкретний «флористичний» зміст тих чи інших значень фітоіндикації. Виходом з цього може слугувати метод екологічних рядів, тобто впорядкування видів, що складають флору асоціації, в напрямку збільшення їх оцінок в екологічних шкалах, наприклад екологічний ряд за фактором вологості F від найбільш вологолюбних до найбільш сухолюбних видів. Це повертає «флористичний» зміст фітоіндикаційної оцінки, до того ж набуває власного діагностичного значення, оскі-

льки «крайові» види в екологічному ряду для флори певної асоціації – це здебільшого її рідкісні елементи, котрі як індикатори помічають початок і кінець екологічної амплітуди певної асоціації. Про індикаторне значення рідкісних видів говорив ще Л.Г. Раменський [27], але ці види внаслідок свого незначного трапляння мають обмеження для діагностики екотопу в цілому. В той же час, якщо скористатися не одним таким «крайовим» видом, а декількома, вони вже стають ніби межею, де зникнення цих видів чи момент їхньої появи може розцінюватися як перехід через екологічну межу асоціації. До того ж, якщо такі види виявляються асоційованими між собою, то це вказує на наявність центру «кристалізації» якоїсь субасоціації всередині конкретної асоціації. Отже фітоіндикаційну оцінку доповнюють екологічні ряди видів, котрі чудово описують «крайові» умови даної асоціації і можуть розглядатися як діагностичні для асоціації за своєю відсутністю чи, навпаки, в момент появи у видовому складі.

Екологічний ряд за кожним з факторів можна представити наступним чином. З лівого кінця подається п'ять видів, що мають оцінки в екологічних шкалах найбільш відмінні в бік зменшення від середнього для асоціації, далі середнє значення фактору розраховане для цієї «крайової» п'ятірки видів, виходячи з їх екологічних балів, тобто вираження «межі» асоціації в тих же одиницях, що і при фітоіндикації. Далі в кожному екологічному ряді йде середнє значення для всього списку флори за виключенням десяти видів (п'яти крайових з боку мінімуму фактору та п'яти крайових з боку максимуму фактору). Це ніби екологічний центр ядра флори асоціації, типові для основної частини видового складу значення. З правого боку екологічний ряд за кожним з факторів завершується перерахунком п'яти крайових видів з боку максимальних значень фактору та середнє значення фактору для цієї п'ятірки-максимум.

Таким чином деталізація методу фітоіндикації в даному випадку дозволяє наситити флористичним змістом екологічний аналіз, робить його не просто вихідним матеріалом для ординації синтаксонів, а ще й екологічним аналізом самої флори асоціації, дає можливість визначити флористичну межу даної асоціації в екологічному ряду серед інших асоціацій та охарактеризувати екологію асоціації списком найбільш контрастних елементів, що зосередилися у її флорі.

Географічний аналіз. Метод аналізу географічної структури флор певних синтаксонів використовується рідко, лише останнім часом кількість таких робіт дещо зросла через кризові явища в класичному сигматизмі. Мабуть одним із перших метод географічного аналізу щодо флор синтаксонів застосував Ю.Д.Клеопов [13], котрий одночасно розробив власну класифікацію геоелементів і проаналізував флору широколистяних лісів майже на всьому протязі їх ареалу. Асоціації він трактував досить широко, додаючи до їх назв географічний епітет, що показує розташування в системі ботанічного районування Євразії.

Не дивлячись на те, чи перед нами список флори окремої територіальної одиниці, тобто конкретної флори, чи парціальна флора [41], чи флора певного синтаксону, до її складу входять види, що мають різний ареал. Аналіз хорології цих видів в сукупності і складає суть географічного аналізу. Здебільшого першим етапом географічного аналізу стає застосування існуючої чи розробка власної класифікації геоелементів, тобто виділення груп видів, що мають подібне географічне поширення, ареал.

На жаль, цінність географічного аналізу дуже часто втрачається і лишається лише надбанням певного дослідника без можливості успадкування результатів для послідовників, саме через суб'єктивність класифікації геоелементів. Дуже багато авторів при географічному аналізі розробляють власну класифікацію геоелементів, котра б максимально підкреслювала особливості походження саме даної флори і її зв'язки з іншими флорами. Але класифікація геоелементів, як і класифікація фітоценозів, завжди залишається певною мірою умовною, бо не існує «чистих» геоелементів, до складу котрих вид би «вписувався» без втрати якоїсь частини інформації чи її грубого наближення. В результаті частина інформації, що «відсікається» називанням виду «європейським» чи «сибірським», після аналізу всього флористичного складу складається у значні «шуми» і перетворюється на грубе наближення замість відображення реалій. Можливо в таких випадках використання штучного адміністративного поділу суші і строкатих, але географічно чітко відокремлених флор окремих країн чи частин світу виявляється більш доцільним. При цьому кожен вид враховується лише за наявністю чи відсутністю у певному регіоні, а для всього списку видів вираховується відносний вміст тих видів, котрі поширені в певному регіоні. Не дивлячись на зовнішню подібність до традиційного географічного аналізу, в даному випадку є принципова відмінність: йому (географічному аналізу) не передує класифікація геоелементів (видів), а відбувається складання («суперпозиція») всіх частин цієї інформації щодо поширення всіх видів флори асоціації, чим досягається незалежність від погляду на принципи географічної класифікації видів. Це надзвичайно ефективне спрощення, що знімає головну проблему несумісності географічного аналізу окремих авторів. В результаті ми одержуємо кількісні показники, що у відсотках характеризують густину чи питому вагу видів, ареал котрих заходить у певну частину суші, а відтак і дані щодо можливого походження та сучасного поширення даної асоціації.

З метою дослідження географічної структури ми виділили такі достатньо великі територіальні підрозділи суші: 1. європейський; 2. західноєвропейський; 3. східноєвропейський; 4. північноєвропейський; 5. середземноморський; 6. західносибірський; 7. циркумполярний; 8. сибірський; 9. азійський; 10. центральноазійський; 11. західноазійський; 12. альпійський; 13. кавказький; 14. австралійський; 15.

африканський; 16. американський. Наголошуємо, що це не класифікація геоелементів, а частини суші, тому якщо геоелементи мають здебільшого короткі назви, наприклад «середземноморський», то в даному випадку вид може одержати всі наведені географічні епітети одночасно. Це дозволяє враховувати частину «несередземноморського» ареалу для середземноморського геоелементу, в той же час, наприклад, для європейського виду відмітити його середземноморський зв'язок. Кожен вид при наявності частини його ареалу в згаданих фрагментах суші, одержує бал 1 («наявний») для цих регіонів і бал 0 («відсутній») для інших регіонів. Процедура повторюється для всіх видів флори певного синтаксону, потім одержані значення сумуються по кожному з регіонів і нормуються одиницею, тобто сума по всіх регіонах одержує значення 1, або 100%, а в конкретних регіонах – певний відсоток від зазначеної суми. В результаті кожна асоціація характеризується певними значеннями вмісту в її складі видів, що тяжіють до певного регіону, а в цілому цей розподіл (спектр) по всіх регіонах є специфічною рисою кожного синтаксону, котрий вказує, з одного боку, на його можливе походження, з іншого – на сучасне поширення. Так синтаксони класу *Quercus-Fagetea* мають значний відсоток у спектрі для фракції «європейський», бо сам клас в цілому має центр різноманіття в Західній і Центральній Європі. Навпаки, степові асоціації мають більший відсоток середземноморських чи азійських видів внаслідок поширення класу *Festuco-Brometea* переважно в південних і південно-східних регіонах.

Крім спектру за регіонами цікавим є аналіз розподілу флори певного синтаксону у різних природних зонах. Згідно з зональним (широтним) районуванням суші [50] виділяємо такі типи: 1. арктичний; 2. плюризональний; 3. бореальний; 4. північнотемператний; 5. південнотемператний; 6. субмеридіональний; 7. меридіональний; 8. субтропічний; 9. тропічний; 10. австралійський. Як і для спектру по регіонам, надалі слід використати принцип вагового розрахунку вмісту окремих «зональних фракцій» з наступним нормуванням суми одиницею.

Співвідношення відсотків питомого тяжіння флори асоціації до певних зон свідчить про її південний чи північний характер поширення, тобто зв'язки з бореальними чи, навпаки, субмеридіональними провінціями. Розподіл питомого тяжіння флори до окремих зон має одновершинний характер, а не спочатку зменшується в напрямку з півночі на південь, потім навпаки підвищується. Такі явища при географічному аналізі слід вважати артефактом, оскільки диз'юнктивним може бути ареал певного виду, але наявність значних диз'юнкцій в ареалі асоціації виключається.

В системі географічних координат за Н. Meusel et al. (1965) крім зональної складової виділено ще складову «океанічність» (континентальність). Цей показник зменшується від прибережних регіонів до внутрішньоматерикових і характеризує меридіональні тенденції розподілу ареалу певної асоціації. Деякі асоціації тяжіють більше до океанічних областей, навпаки, інші з'являються в більш континентальних регіонах. Принцип розрахунку спектру видів за океанічністю той же з визначенням суми балів по кожному з регіонів океанічності з наступним нормуванням одиницею. В системі Н. Meusel прийнятий наступний поділ суші на градієнті «океанічність-континентальність»: 1. еуокеанічний; 2. субокеанічний; 3. субконтинентальний; 4. еуконтинентальний. Оскільки більшість видів має досить широкий в меридіональному напрямку ареал, відсотки питомої участі видів чотирьох класів океанічності відрізняються не так сильно, як, наприклад, в спектрі за регіональним чи зональним принципом. При тлумаченні результатів в даному випадку слід звертати увагу не лише на співвідношення субокеанічний / субконтинентальний, а й на зміщення спектру або в бік еуокеанічних, або в бік еуконтинентальних видів. Відзначимо, що із застосуванням підходу, коли проводиться попередня класифікація видів, а потім визначається спектр геоелементів, аналіз географічної структури на градієнті «океанічність-континентальність» для української флори виявився б взагалі не можливим, оскільки більшість видів – це еуокеанічні види, тому інші складові просто «розчинилися» б в основній кількості субокеаністів. В даному ж разі є можливість врахувати і зміщення спектру тих же субокеанічних видів в більш океанічні чи більш континентальні регіони, що буде помітно в одержаному спектрі.

Слід також згадати по «кліматичний» аспекти фітоіндикації. Мова йде про такі чинники, як термоклімат (Term), континентальність (Kont) (за Г.Елленбергом [47]) та омброрезим (Ombr) і кріорезим (Crio) (за Д. Цигановим [35]). Хоча принцип методу фітоіндикації для цих показників нічим не відрізняється від такого для едафічних чинників, зміст їх мало в чому стосується екологічного аналізу, тому ми відділяємо цей аналіз всередині географічного. Якщо термоклімат залежить від зонального положення ареалу виду (мікро-, мезо- і макротерми), океанічність від положення в системі «континентальність-океанічність» і т.п., то ці чинники є варіантом кількісного географічного аналізу флори.

Одержані за методом фітоіндикації значення кліматичних чинників характеризують положення географічного центру ареалу асоціації, оскільки розрахунок їх як середнього ніби підсумовує «зональну» тенденцію ареалів всіх видів знаходженням географічного центру максимуму співпадання ареалів видів, а отже і ареалу самої асоціації. При цьому, якщо одержане значення за одним з кліматичних чинників відповідає значній ділянці суші, а, можливо, і декільком відмежованим ділянкам, то одночасне врахування одержаних оцінок за іншими трьома кліматичними чинниками дозволяє «звучити» «область» центру ареалу асоціації до однієї географічної «точки», в котрій є відповідність кліматичних чинників за

кожним з чотирьох факторів тим, що одержані для асоціації.

Деталізовано хорологію найбільш важливих константних видів можна записати у вигляді хорологічних формул, де за допомогою умовних позначень «описується» ареал виду за регіональним, зональним і «континентальним» принципом. Для більшості видів в роботах Н. Meusel ці хорологічні формули представлені. Деталізація регіонального поширення видів проводиться додатково: ARCT – Арктика, ATLEUR – Атлантична Європа, CEUR – Центральна Європа, ESIB – Східний Сибір, FEAST – Далекий Схід, KAV – Кавказ, MED – Середземномор'я, NEUR – Північна Європа, PONT – Понтична область, SARM – Сарматська область, TURAN – Туранська область, WSIB – Західний Сибір. Якщо ареал виду покриває не менше третини області, вона включалася в хорологічну формулу як регіональний епітет (деталізація). Такий «додаток» для хорологічних формул подається як їх продовження шляхом контактенації позначень регіонів, наприклад, CEUR-ESIB-KAV і т.п. Значення використання цього аспекту для географічного аналізу флор асоціацій полягає в тому, що хорологія основних ценозоутворювачів чи найбільш константних видів показує можливий максимум-ареал асоціації. В той же час географічні спектри флор синтаксонів за регіональним, зональним та континентальним принципом описують положення моди, а розрахунки кліматичних чинників – географічного центру всередині максимум-ареалу асоціації.

Таксономічний аналіз. Таксономічний аналіз флори синтаксону показує співвідношення видів окремих родин у загальному видовому складі. Застосування систематичного (таксономічного) аналізу на рівні флор синтаксонів доводить, що на рівні провідних родин простежуються певні аналогії із систематичною структурою територіальних флор залежно від їх зонального положення. Так «підняття» у спектрі північних родин є характерним не лише для конкретних флор бореальних областей [16], а помітно навіть в тих регіонах, де ця тенденція вже не простежується на рівні конкретних флор внаслідок їх південного положення, але фіксується на рівні флор синтаксонів, якщо даний синтаксономічний тип має північне поширення, наприклад, боровий чи болотний. Таким чином аналіз систематичної структури флор синтаксонів дає можливість показати зв'язки з територіальними флорами певних великих провінцій чи природних зон.

Відношення до антропогенного фактору. У зв'язку з інтенсивною антропогенною трансформацією рослинності особливої актуальності набуває аналіз видового складу асоціацій природної та напівприродної рослинності на предмет синантропізації [5, 26]. Синантропний елемент чи фракція представлені в більшості синтаксонів природної рослинності, тому особливого значення набуває не лише констатація його наявності (якісна характеристика), а встановлення коефіцієнту синантропізації за питомим вмістом антропофільних та субантропофільних видів.

В якості одиниць обліку слід враховувати види, амплітуда котрих заходить в такі класи, як: *Stellarietea mediae*; *Plantaginea majoris*; *Bidentetea tripartiti*; *Artemisietea vulgaris*; *Epilobietea angustifolii*. Проводиться підрахунок кількості видів, що тяжіють (діагностують) хоча б до одного із зазначених класів до загальної кількості видів у видовому складі асоціації. Цей показник і є коефіцієнт антропогенної трансформації (синантропізації) видового складу. В асоціаціях природної та напівприродної рослинності цей показник не перевищує 15%. Проте в різних асоціаціях цей коефіцієнт сильно коливається від трансформованого (2-4%) до істотно трансформованого (9-14%) рослинного покриву. Друге якісне питання трансформації рослинності – це з'ясування, які саме види і якого класу найкраще натуралізуються в тій чи іншій асоціації. В різних асоціаціях синантропна фракція флори синтаксону може бути складена елементами різних класів.

Однією із важливих складових синтаксономічного аналізу є гемеробність видів. Гемеробність – узагальнюючий показник, котрий характеризує толерантність виду до антропогенного впливу [54]. Цей показник досить інтенсивно використовується при вивченні процесів синантропізації флор міст, напівприродних місцезростань. Види прийнято поділяти на агемероби, олігогемероби, мезогемероби, б-еугемероби, а-еугемероби, полігемероби та метагемероби в напрямку збільшення їх стійкості до впливу антропогенного фактору. Співвідношення в складі асоціації видів різних класів гемеробності характеризує в цілому її вразливість до порушень, стійкість під антропогенним пресингом. Зміщення максимуму в спектрі гемеробності в ліву частину характеризує асоціацію як мало стійку до антропогенного впливу, одночасно правостороння складова збільшується із збільшенням питомої ваги синантропної фракції і характеризує поступово перетворення природних місцезростань на квазіприродні, субприродні та трансформовані. Відслідковування спектрів гемеробності в часі може слугувати моніторингом рослинності в умовах антропогенного пресингу.

Як правило, з посиленням трансформованості видового складу збільшується і питома вага адвентивного елементу флори. За часом заносу розрізняють археофіти та відносно молоді адвенти – кенофіти, що з'являються у флорі в теперішній час. Адвентивні види впроваджуються в природні місцезростання, відбувається процес їх натуралізації, і тут важливим аспектом є відслідковування процесу просування певних адвентивних видів саме в певні місцезростання і поява у видовому складі певних асоціацій природної рослинності. Таким чином якісний склад та кількість адвентивних видів є важливою характеристикою угруповання.

Звичайно поруч з питанням трансформації рослинності завжди стоїть його протилежна сторона – питання охорони (созологічний аспект). В складі деяких асоціацій перебувають види, що охороняються.

Відповідно до соціологічної специфікації: RBU – Червона книга України [36], ERL – Європейський Червоний список, IOPN – МСОП, ВСП – Бернська конвенція.

Біоморфологічний аналіз. Фітоценоз як елемент рослинності характеризується певною структурою, яка визначається подібністю певних видів за їх життєвою формою. Існує значна кількість підходів до класифікації життєвих форм [10, 12, 24, 31, 34]. Під життєвою формою розуміють зовнішній вигляд (габітус) рослин, що склався під впливом всього комплексу екологічних факторів як певний адаптивний тип [9, 25, 40]. Відмінності домінуючих життєвих форм (біоморф) різко змінюють весь зовнішній вигляд (фізіономію) ценозів, пригадаємо наскільки відмінними є ліси та луки. Наслідком цього є суттєві відмінності внутрішньої ценотичної структури.

Однією із найбільш розповсюджених систем класифікації біоморф рослин є система датського ботаніка К. Раункієра, котра базується на розташуванні бруньок відновлення відносно поверхні ґрунту та наявності багаторічних органів. Згідно з цією класифікацією виділяємо такі біоморфологічні типи: 1. фанерофіти; 2. нанофанерофіти; 3. хамефіти; 4. гемікриптофіти; 5. геофіти; 6. паразити і напівпаразити; 7. гідрофіти; 8. ліани; 9. сапрофіти; 10. епіфіти; 11. талофіти; 12. терофіти. В даному випадку ми розширили перелік життєвих форм К. Раункієра ознаками відсутності досконалої тканинної структури (талофіти), іншим типом живлення (паразити і напівпаразити, гідрофіти, сапрофіти) чи особливістю механіки росту (ліани).

Спектр життєвих форм К. Раункієра розраховується як питома участь видів певного типу біоморфи до загальної суми, причому якщо вид має перехідний чи неоднозначний тип біоморфи, в підрахунках ми враховуємо цей вид декілька разів для кожної біоморфи окремо, відповідно і сума, котра приймається за 100% для спектру, може перевищувати кількість видів у видовому складі певної асоціації саме на кількість «неоднозначних» біоморф.

Досить близько до ідеї біоморфологічного аналізу стоїть класифікація екостратегій. Екостратегія виду визначає певну ценотичну роль його в структурі фітоценозу. Однією з найбільш розповсюджених класифікацій екостратегій є C-S-R-система за Граймом [45].

Компетитори (С-тип) – «силовики» за Л.Г. Раменським, конкурентно потужні види, що створюють і перетворюють середовище фітоценозу, формують певний мікроклімат, визначають фізіономію, стають організаторами ценотичної структури. Толеранти (S-тип), або віоленти за Л.Г. Раменським – це основна частина багаторічних видів, що є «наповнювачами» угруповання, певним чином пристосованими з одного боку до умов місцезростання, з іншого – до едіфікаторного «клімату» силовиків. Основна частина толерантів – це асектатори традиційної вітчизняної класифікації фітоценозів. Рудерали (R-тип), або експлеренти – види, для яких постійне порушення ценотичної структури є сприятливим фактором їх утримання. В фітоценозах, що пройшли тривалий шлях формування внутрішньої структури, ці види не виживають або займають крайові точки на межі сусідніх ценозів. Експлеренти – це здебільшого малорічники і терофіти за К. Раункієром, котрі внаслідок високої насінної продуктивності захоплюють вільні екологічні ніші слабосформованих або порушених місцезростань. Не існує видів «чистих» стратегій, тому єдиний шлях дослідження біоморфологічної структури – це одночасне зарахування видів змішаних екостратегій в кожен з «чистих» типів з наступним знаходженням відносного вмісту «чистих» і похідних типів в загальній біоморфологічній структурі. C-S-R-структура відображає співвідношення впливу зовнішніх факторів та «внутрішнього» мікроклімату на формування ценотичної структури асоціації. У випадках домінування компетиторів, як правило, фітоценози щільної структури з істотним «внутрішнім» впливом із значною кількістю активних видів, між якими переважають конкурентні взаємодії, флористично збіднені фітоценози. Приклад фітоценозів такої структури – болотні монодомінантні угруповання. В той же час велика питома вага видів рудеральної стратегії вказує на ефемерний тип видового складу, дуже динамічний, флуктуючий по рокам із значною участю малорічників, слабкою задернованістю, несформованістю вертикальної і мозаїчною горизонтальною структурою.

Біоморфологічний аналіз доповнює спектр життєвих форм за І.Г. Серебряковим [29]. Ми розрізняємо такі життєві форми: 1. дерева і деревоподібні із наявністю товстих багаторічних органів та центральною системою наростання; 2. куц і кущик – також із наявністю багаторічних надземних пагонів, але не одного, а цілої системи скелетних пагонів із галуженням біля поверхні землі; 3. малорічники: одно- та дворічники; 4. трав'янисті полікарпіки (багаторічники).

Один із аспектів цього аналізу – встановлення питомої ваги розеткових та напіврозеткових видів. До таких форм ми відносимо види, що мають в надземній частині чи безпосередньо біля поверхні ґрунту систему вкорочених міжвузлів. Збільшення питомого вмісту розеткових форм характерне для сонячних місцезростань, де під впливом великої кількості сонячного світла розвиваються своєрідні геліоморфи із розеткою вегетативних органів. Пригадуючи наведену раніше класифікацію життєвих форм за І.Г. Серебряковим, не важко зрозуміти, що переважною частиною практично всіх фітоценозів в складі природної рослинності будуть трав'янисті полікарпіки. Але за своїм біоморфологічним типом, чи як прийнято говорити архітектонікою [4, 30, 43], ця група є надзвичайно гетерогенною. При цьому еволюція біоморфи трав'янистого полікарпіка в напрямку пристосування до конкретних екологічних умов і вироблення ідіоадаптаційного типу відбувається переважно в підземній сфері. Тому в ценозах з переважанням трав'янистих багаторічників значно складнішою за надземну ценотичну структуру виявляється диферен-

ціяція підземної сфери. Ми розрізняємо наступні біоморфи трав'янистих полікарпиків відповідно до особливостей пагоноутворення в підземній сфері: 1. бульбоутворюючий; 2. гіллястокореневий; 3. довгокореневищний; 4. каудексовий; 5. короткореневищний; 6. мичкокореневий; 7. повзучестолонний; 8. позбавлений коренів; 9. стрижнекореневий; 10. цибулинний. За співвідношенням цих архітектонічних чи суббіоморфологічних типів деталізуємо біоморфологічний аналіз.

Таким чином, основна мета біоморфологічного аналізу – встановлення співвідношення біоморф видів певного синтаксону, що визначає ценотичну організацію фітоценозів даної асоціації та її фізіологію (зовнішність, аспективність). Цей аналіз проводиться в декількох напрямках: за деталізованою схемою біоморф К. Раункієра, за типами екстратегій і за особливостями життєвих морф І.Г.Серебрякова.

Висновки

Синтаксон – багатопараметрична система, що складається з видів, які є елементами флори і структурними компонентами підсистеми рослинності. Фітоценотичні характеристики (рясність, трапляння, проективне покриття, фітоценотип і т.п.) описують роль виду в середовищі лише конкретного ценозу і з переходом до іншого ценозу можуть змінюватися для одного і того ж виду. Флористичні характеристики (екологія, географія, життєва форма і т.п.) є безпосередньо параметрами виду і не змінюються від одного фітоценозу до іншого. Вся сукупність параметрів ценотичної і флористичної підсистем є орієнтиром для якісно-описової характеристики синтаксонів.

РЕЗЮМЕ

Рассматриваются аспекты характеристики синтаксонов как многопараметрических систем. Каждый синтаксон состоит из элементов-видов, которые одновременно принадлежат подсистемам растительности и флоры. Фитоценотические параметры видов (константность, обилие) характеризуют ценотическую роль в конкретном синтаксоне и изменяются при переходе от одного синтаксону к другому. Флористические параметры видов (ареал, биоморфа) не зависят от конкретного типа сообществ и характеризуют вид как элемент флоры. Представлена схема-алгоритм качественно-описательной характеристики синтаксонов в таких блоках структурно-сравнительного синтаксономического анализа, как: номенклатура, фитоценотическая характеристика, композиционный анализ, синтаксономическое положение, отношение к антропогенному фактору, анализ географической структуры, экологическая оценка, биоморфологический анализ.

SUMMARY

The aspects of approach to description of syntaxa as multiparametric systems are considered. Every syntaxon consists of species-elements which simultaneously belong to the subsystems of vegetation and flora. The phytocenotic parameters of species (constancy, abundance) characterize a cenotic role in concrete syntaxon and are changed from one syntaxon to another. The floristic parameters of species (areal, biormorf) do not depend on the concrete type of associations and characterize species as the element of flora. The pattern of quality-descriptive characterization of syntaxa is represented in such blocks of structural-comparative syntaxonomical analysis: nomenclature, phytocenotic description, analysis of composition, syntaxonomical position, dependence on anthropogenic factor, analysis of geographic structure, ecological estimation analysis of biormorf.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Александрова В.Д. Классификация растительности: Обзор принципов классификации и классификационных схем в разных геоботанических школах. – Л.: Наука, 1969. – 275 с.
2. Балявичене Ю. Синтаксономо-фитогеографическая структура растительности Литвы. – Вильнюс, 1991. – 218 с.
3. Баркман Я., Моравец Я., Раушерт С. Кодекс фитосоциологической номенклатуры // Бюллетень МОИП. Отд. биол. – 1988. – Вып. 6. – С.112-130.
4. Борисова И.В. О понятиях «биоморфа», «экобиоморфа» и «архитектурная модель» // Ботан. журн. – 1991. – Т. 76, № 10. – С.1360-1367.
5. Бурда Р.И. Антропогенная трансформация флоры. – Киев: Наук. думка, 1991. – 168 с.
6. Быков Б.А. Доминанты растительного покрова Советского Союза – Т. 2. – Алма-Ата: Изд-во АН Каз. ССР, 1962. – 436 с.
7. Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. – Л.: Наука, 1969. – 232 с.
8. Воробйов Є.О., Балашов Л.С., Соломаха В.А. Синтаксономія рослинності Поліського природного заповідника // Укр. фітоцен. зб. – К, 1997. – Сер. Б, вип. 1 (8). – 128 с.
9. Гатцук Л.Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1974. – Т. 79, вып. 3. – С.84-100.
10. Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений Центральной лесостепи // Труды Центр.-Чернозем. гос. зап. им. В.В. Алехина, 1962. – вып. 7. – 510 с.
11. Дідух Я. П., Плюта П. Г. Фітоіндикація екологічних факторів. – К.: Наук. думка, 1994. – 280 с.
12. Зозулин Г.М. Система жизненных форм высших растений // Ботан. журн. – 1961. – Т. 46, № 1. – С. 3-20.
13. Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. – Киев: Наук. думка, 1990. – 352 с.
14. Косман О.Г., Сіренко І.П., Соломаха В.А., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Новый компьютерный метод обработки описов растений угруповань // Укр. ботан. журн. – 1991. – 48, № 2. – С. 98-104.
15. Мальшев Л.И. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // Ботан. журн. – 1975. – 60, № 11. – 1537-1550.
16. Мальшев Л.И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. – Л.: Наука, 1972. – С. 17-40.
17. Миркин Б.М. Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Браун –

- Бланке // Итоги науки и техники. Сер. ботаника. – 1989. – Т. 9. – С. 3-127.
18. Миркин Б.М., Коротков К.О., Наумова Л.Г., Сайтов М.С., Соломещ А.И. Предварительный продромус растительности СССР. II Гликофитные дуга, высокогорные сообщества и степи. – Деп. ВИНТИ. – «Биологические науки». – №6914 В88. – Москва, 1988. – 24 с.
 19. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. (история и современное состояние основных концепций). – Уфа: Гилем, 1998. – 413 с.
 20. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. – М.: ВИНТИ, 1979.– Т.3. – С.71-137.
 21. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. – М.: Логос, 2001. – 263 с.
 22. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. – М.: Наука, 1978. – 212 с.
 23. Нешатаев Ю.Н. Методы анализа геоботанических материалов. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1987. – 192 с.
 24. Нухимовский Е.Л. Проблемы классификации в биоморфологии семенных растений // Успехи совр. биологии. – 1980. – Т. 90, № 2. – С. 286-307.
 25. Правдин Ф.Н. Учение о жизненных формах как общебиологическая проблема // Жизненные формы в экологии и систематике растений. – М., 1986. – С. 3-8.
 26. Протопопова В.В. Синантропная флора Украины и пути ее развития. – Киев: Наук. думка, 1991. – 204 с.
 27. Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. – Л.: Наука, 1971. – 334 с.
 28. Семкин Б.И., Комарова Т.А. Анализ фитоценологических описаний с использованием мер включения (на примере растительных сообществ долины р. Амгуемы на Чукотке) // Ботан. журн. – 1977. – 62, № 1. – С. 54-63.
 29. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. – Т. 3. – М., Л.: Наука, 1964. – С. 146-208.
 30. Серебрякова Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их побегообразования. // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1977. – Т. 82, вып. 5. – С. 112-128.
 31. Серебрякова Т.И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений. – М., 1987. – С. 3-19.
 32. Соломаха В.А. Синтаксономія рослинності України // Укр. фітоцен. зб. – К., 1996. – Сер. А., вип. 4 (5). – 120 с.
 33. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Просвещение, 1980. – 326 с.
 34. Хохряков А.П. Принципы классификации жизненных форм растений // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1979. – № 4. – С. 586-598.
 35. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических факторов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М.: Наука, 1983. – 198 с.
 36. Червона книга України. Рослинний світ. – К.: Українська енциклопедія ім. М.П. Бажана, 1996. – 608 с.
 37. Шеляг-Сосонко Ю.Р. Ліси формації дуба звичайного на території України та їх еволюція. – К.: Наук. думка, 1974. – 240 с.
 38. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. – Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1984. – 288 с.
 39. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. – М.: Сельхозгиз, 1956. – 472 с.
 40. Юрцев Б.А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений. – М.: Наука, 1976. – С.9-44.
 41. Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Очерк системы основных понятий флористики // Теоретические и методические проблемы флористики: Материалы рабочего совещания по сравнительной флористике. Неринга 1983. – Л.: Наука, 1987. – С.242-266.
 42. Юрцев Б.А., Семкин Б.И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Ботан. журн. – 1980. – 65, № 12. – С. 1706-1718.
 43. Bell A.D., Tomlinson P.V. Adaptive architecture in rhizomatous plants // Bot. J. Linn. Soc. – 1980. – V. 80, № 2. – P. 125-160.
 44. Bell A.D., Bryan A. Plant form. An illustrated guide to flowering plant morphology. – Oxford, New York, Tokyo: Oxford Univ. Press, 1998. – 341 p.
 45. Borhidi A. Social behavior types, the naturalness and relative ecological indicator values of the higher plants in the Hungarian flora // Acta Botanica Hungarica. – 1995. – 39. – P. 97-181.
 46. Braun-Blanquet J. Plant Sociology: The study of plant communities: transl. from Fr. – New York – London: McGraw-Hill, 1932. – 439 p.
 47. Ellenberg H., Weber H., Dull R. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – Scripta Geobotanica. – v. 18. – 1992. – S. 67-153.
 48. Korotkov K.O., Morozova O.V., Belonovskaja E.A. The USSR vegetation syntaxa prodromus. – Moscow, 1991. – 346 p.
 49. Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk Roślinnych Polski. – Warszawa, 2001. – 537 p.
 50. Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. – Fischer Verl. – 1965. – Bd. 583 s.
 51. Mueller-Dombois D., Ellenberg H. Aims and methods vegetation ecology. – New York etc.: Wiley, 1974. – 547 p.
 52. Oberdorfer E. Pflanzensoziologie. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. – Jena, 1957. – 10. – 564 s.
 53. Rothmaler W. Exkursionsflora. Gefäßpflanzen. – Berlin, 1972. – 612 s.
 54. Sukopp H. Wandel von Flora und Vegetation in Mitteleuropa unter dem Einfluss des Menschen // Ber. ü. Landwirtschaft. Hrsg. Bundesministerium f. Ernährung, Landwirtschaft ü. Foresten. – 1972. – 50, №2. – S.112-139.

Надійшла до редакції 01.07.2008 р.