

УДК 581.526.42.+634.0.15

А.К. Малиновський

ЕКОЛОГО-ЦЕНОТИЧНА ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ РОСЛИННОСТІ ВИСОКОГІР'Я УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Малиновский А.К. Эколого-ценотическая дифференциация растительности высокогорья Украинских Карпат // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2001. – 16. – С. 71-79.

Исследования эколого-ценотической дифференциации растительности выявили как континуальность, так и её дискретность. Сформулировано предположение, что ординация закономерностей дифференциации сообществ по эдификаторным и субэдификаторным видам может служить прогностической матрицей.

Malynowsky, A. Eco-coenotic differentiation of high mountain vegetation of the Ukrainian Carpathians. // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – L'viv, 2001. – 16. – P. 71-79.

The investigations of eco-coenotic differentiation of high mountain vegetation revealed both their continuum and discreteness. The supposition that the ordination of the community differentiation regularity by edificate and subedificate species may serve as a forecasting matrix has been formulated.

Дослідження еколого-ценотичної диференціації, закономірностей формування та висотно-територіального розподілу рослинного покриву необхідне для виявлення рівнів відмінності і синтаксономічної різноманітності, вирішення ряду прикладних проблем і охорони природи. Рівні синтаксономічної різноманітності угруповань можна інтерпретувати як один з проявів біологічної різноманітності.

Складні орографічні умови Карпат створюють численні кліматичні варіанти інсоляції та мозаїчності рослинності і порушують закономірності її висотного розподілу. Крім того, розподіл рослинності у кожному фізико-географічному районі Карпат має свої відмінності, зумовлені особливістю морфоструктури, розташуванням головних хребтів, підстилаючими породами, розвитком денудаційних процесів тощо.

Нерівномірність поясності рослинності виявляється не тільки на різних експозиціях головних хребтів, але й на другорядних хребтах і схилах. Значну роль у розподілі рослинності відіграють форми рельєфу – цирки, різного походження западини і улоговини, в яких затримується сніговий покрив і нагромаджується волога.

Поширення рослинності пов'язане з ґрунтовим покривом, який сформований в умовах складної диференціації ґрунтоутворних порід і рельєфу. Залягання ґрунтоутворних порід вздовж основних хребтів і їх багаторазове чергування зумовили смугастість і мозаїчність ґрунтів, існування локалітетів однакових ґрунтових виділів на різних висотних рівнях, що також є однією з причин мозаїчності рослинності.

Виявлення особливостей і закономірностей розподілу рослинних угруповань найкраще ілюструвати картографічним матеріалом та геоботанічним профілюванням. Створення великомасштабних карт, в першу чергу для рідкісних і цінних у науковому відношенні угруповань, доцільно і необхідно проводити на обмежених площах. Для такої території як Українські Карпати, таке завдання є надзвичайно трудомістким і не виправдовує витрат.

Еколого-ценотична диференціація рослинного покриву відбувається за векторами змін факторів середовища – геоморфологічних, кліматичних, едафічних, гідрологічних, які особливо сильно проявляються в гірських країнах.

Для вирішення цих завдань нами застосовано метод побудови ординаційних матричних таблиць, що дозволяє встановити залежність просторово-територіальної і еколого-ценотичної диференціації рослинного покриву від орографічних, геоморфологічних і гідрокліматичних умов.

Принципи дослідження еколого-ценотичної диференціації і методи ординації для чагарничкових угруповань України і Гірського Криму розроблені Я.П. Дідухом [2, 3], ландшафтних лісоценокомплексів Сіверського Дінця С.Ю. Поповичем [9]. Ординація угруповань для Гірського Криму [3] проведена шляхом їх ранжирування на основі подібності фітоценотичних властивостей з використанням методу В. Чекановського [5], який також був застосований в даній роботі. На засадах еколого-ценотичних властивостей доміант були встановлені серії (на основі доміантів в межах окремих формацій) і цикли (об'єднують серії в межах угруповань регіону).

Еколого-ценотична диференціація визначається впорядкуванням угруповань за ознакою змін умов середовища, що відображається у вигляді ординації. Здійснена спроба пояснити розподіл угруповань за складом едифікаторних і субедифікаторних видів. Угруповання розміщуються за напрямками змін головних факторів середовища – гідрологічного і термічного режимів та трюфності едафотопу.

Порівнювалися тільки едифікатори і субедифікатори корінних і субедифікатори похідних угруповань. Такий підхід дає змогу графічно оцінити рівні порушення і співвідношення між корінними і похідними угрупованнями. По вісі ординат розміщені едифікатори, по вісі абсцис – субедифікатори. У точці координат ставиться позначка, котра символізує асоціативність едифікаторних і субедифікаторних видів корінних (+) і похідних (х) угруповань. Сукупність таких позначок складалась у стовпці і рядки, які характеризують величину еколого-ценотичної амплітуди фітоценотипу. Утворені стовпці і рядки впорядковувались у відношенні один до одного за подібним складом субедифікаторів.

За наслідками впорядкування формується більш-менш цілісне зображення, що показує характер і закономірності розподілу величин амплітуд видів згідно зі зміною екологічних факторів в межах градієнтів середовища.

В даній роботі аналізується ординація угруповань альпійського і петрофітного флороценотипів (ФЦТ). Під ФЦТ розуміємо сукупності популяцій видів фітоценотичних таксонів, які властиві природним зональним, поясним або еколого-едафічним категоріям рослинного покриву [8]. Основний фактор організації ФЦТ – характерний, відносно замкнутий комплекс умов середовища, що зумовлює, в його межах, диференціацію за нішами популяцій і специфічного для нього набору видів у певному кількісному і якісному співвідношенні. Якісна сторона оцінюється за значенням і змінністю значення популяційних фітоценотипів – едифікаторів і субедифікаторів.

Виділення фітоценотипів базується на принципах групування рослин за їх значенням у створенні середовища [12]. Зовнішнім проявом цього принципу є конкурентна здатність виду – еколого-біологічні властивості, біологічна форма, життєвість, синузальна належність, ясність та ступінь взаємопов'язаності.

Фітоценотипи популяційні – категорії популяцій, які різняться за їх участю в угрупованнях, зокрема утворенні середовища, впливу на популяції інших видів тощо. Один і той самий вид може бути віднесеним до різних популяційних фітоценотипів. Найповніше визначення популяційного фітоцено типу наведено Ю.Р. Шеляг-Сосонко: “Популяційним фітоцено типом є група видових популяцій, яка, залежно від їх біологічних особливостей і відношення до умов середовища, з одного боку, і відносин з іншими групами видових популяцій, з другого, характеризується однаковою роллю та позиціями в створенні фітоценозів. Популяційний фітоцено тип є показником цих відносин.” [12, с. 82].

Основою для створення ординаційної матриці були матеріали досліджень угруповань альпійського і петрофітного флороцено типів та численні літературні джерела [1, 4, 6, 7, 8, 10, 13, 14].

Еколого-ценотична диференціація популяцій едификаторів і субедификаторів угруповань альпійського флороцено типу

Вершину малюнку займають едификатори характерних альпійських угруповань *Oreochloa disticha* (Wulfen) Link, *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Carex curvula* All. (рис. 1), вузька еколого-ценотична амплітуда яких обмежена оліготрофними і холодними умовами високогір'я та екологічно пластичнішого *Juncus trifidus* L., який, у залежності від екологічних умов, може асоціюватись з багатьма видами на межі альпійського і субальпійського поясів.

За флористичною класифікацією угруповання асоціацій *Loiseleurietum procumbentis*, *Oreochloetum juncosum trifidi*, *Caricetum curvulae*, *Juncosum trifidi*, *Festucetum airoides* належать до класу *Caricetea curvulae*. Найширшу еколого-ценотичну амплітуду мають *Festuca airoides* Lam., яка, крім альпійського, формує угруповання в петрофітному ФЦТ.

Альпійські рододендронники з субедификаторами *Vaccinium myrtillus* L., *V. uliginosum* L., *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Juncus trifidus*, *Carex curvula* зустрічаються у передвершинних частинах схилів, дещо відокремлені сфагнові рододендронники, які формуються у відмінних умовах – заходях і западинах зі значною вологістю ґрунту [6]. В рододендронниках *Festuca picta* Kit. та *Calamagrostis villosa* (Chaix) J.F. Gmelin виступають субедификаторами в давніх сукцесійних варіантах, що виникли на місці сланикових угруповань.

Альпійські чорничники і лохинники мають тільки два спільних субедификатори – *Festuca airoides* і *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschy, чорниця також часто є субедификатором лохинників, а лохина – чорничників. Диференціація лохинників відбувається за *Cetraria islandica*, *Cladonia* (L.) Web. (характерні альпійські лохинники) і *Hylacomium splendens* (Hedw.) B.S.G. (на межі чорничників і лохинників). *Цетрарія* зустрічається і в чорничниках, але її ценотичне значення незначне у порівнянні з лохинниками. В угрупованнях лохинників і чорничників *Festuca airoides* виступає субедификатором на вирівняних ділянках і схилах альпійського поясу. Диференціація чорничників відбувається за *Sesleria bielzii* Schur, *Polytrichum sexangulare* Web. Et Mohr і *Vaccinium vitis-idaea* L. Угруповання асоціацій *Rhododendron*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum* за флористичною класифікацією належать до класу *Vaccinio-Piceetea*.

Едифікатори	Субедифікатори																												
	Oreochloa disticha	Loiseleuria procumbens	Carex curvula	Juncus trifidus	Cetraria islandica	Festuca airoides	Rhododendron	Vaccinium myrtillus	Vaccinium uliginosum	Sesleria bielzii	Carex sempervirens	Polytrichum sexangulare	Helictotrichon versicolor	Vaccinium vitis-idaea	Sphagnum sp.	Cladonia sp.	Hylocomium splendens	Luzula spadicea	Ligusticum mutellina	Potentilla aurea	Omalotheca supina	Festuca picta	Poa deylii	Ceum montanum	Cerastium cerastoides	Calamagrostis villosa	Festuca rubra	Nardus stricta	
Oreochloa disticha	E																												
Loiseleuria procumbens	E	+																											
Carex curvula	+	E	+																										
Juncus trifidus	+	E	+	+																									
Festuca airoides	+				E																								
Rhododendron myrtifolium	+				E	+																							
Vaccinium uliginosum	+				E	+																							
V. myrtillus	+				E	+																							
Carex sempervirens	+				E	+																							
Sesleria bielzii	+				E	+																							
Omalotheca supina	+				E	+																							
Festuca picta	+				E	+																							
Poa deylii	+				E	+																							
Calamagrostis villosa	+				E	+																							
Festuca versicolor	+				E	+																							
Dschampsia caespitosa	+				E	+																							

Рис. 1. Матриця розподілу угруповань альпійського флороценту

Carex sempervirens Vill. – вид з широкою екологічною амплітудою, виступає едифікатором і субедифікатором угруповань альпійського і петрофітного флороцено-типів. В альпійському ФЦТ субедифікаторами вічнозеленоосочників є *Festuca airoides*, *Sesleria bielzii* та *Vaccinium myrtillus*, у петрофітному – *Scabiosa lucida* Vill. Слід відмітити, що відмінність між альпійськими і петрофітними місцезростаннями в альпійському поясі не завжди чітка – кам'янисті і щербеністі схили можна віднести до альпійських і петрофітних місцезростань. В таких умовах формуються перехідні між альпійськими і петрофітними угруповання, де субедифікаторами є *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum* і *Cetraria islandica*. До рідкісних реліктових належить описане М. Дейлом [13] в альпійському поясі Попа Івана Мармароського угруповання, де субедифікатором є типовий фагетальний вид *Aposeris foetida* (L.) Less., що вказує на висотний рівень поширення букових лісів в аллереді і теплих фазах голоцену. До видів з широкою екологічною амплітудою належить також *Sesleria bielzii*. Найчастіше субедифікатором, сеслерієвників є *Carex sempervirens*, дещо рідше *Festuca airoides*. Обидва субедифікатори формують угруповання на вапнякових ґрунтах. За флористичною класифікацією угруповання *Carex sempervirens* і *Sesleria bielzii* належать до класу *Elyno-Seslerietea*.

Другу групу альпійських угруповань утворюють едифікатори *Omalotheca supina* (L.) DC., *Festuca picta*, *Calamagrostis villosa*, *Festuca versicolor* Tausch, *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. На межі альпійського і субальпійського поясів – *Omalotheca supina*, *Festuca picta* і *Poa granitica* Br.-Bl. subsp. *disparilis* (E.I. Nyárády) E.I. Nyárády (= *P. deylii* Chterk et Jirásek) утворюють угруповання з взаємозаміною едифікатора і субедифікатора. У цій групі тільки *Poa granitica* subsp. *disparilis* утворює відмінні угруповання з субедифікатором *Polytrichum sexangulare*. *Festuca picta*, виразний петрофітний вид (рис.2), в альпійському ФЦТ формує угруповання, де субедифікатором є сухоцвіт, а тому тільки ці угруповання віднесені до альпійських.

Deschampsia caespitosa формує корінні (?) і похідні угруповання в субальпійському поясі і на післялісових луках. В альпійському поясі щучники, ймовірно, є етапом сукцесійних змін внаслідок деградації угруповань *Festuca picta* під впливом випасання. Також вторинними в альпійському ФЦТ є угруповання *Festuca picta* з субедифікаторами *Festuca rubra* L. і *Nardus stricta* L.

Еколого-ценотична диференціація популяцій едифікаторів і субедифікаторів угруповань петрофітного флороцено-типу

Ординацією скельних угруповань виявлено два скельних комплекси: ацидифільний з едифікаторами угруповань *Salix herbacea* L., *S. kitaibeliana* Willd., *Carex sempervirens*, *Calamagrostis villosa*, *Rhododendron myrtifolium*, *Luzula alpino-pilosa* (Chaix) Breistr., *Festuca picta*, *Vaccinium uliginosum* *Primula minima* L. та кальцефільний з едифікаторами *Dryas octopetala* L., *Saxifraga paniculata* Miller, *Festuca saxatilis* Schur, *F. amethystina* L., *F. airoides*, *Saxifraga luteoviridis* Schott et Kotschy, *Festuca versicolor* Tausch, *F. carpatica* F.G.Dietr., *Rumex scutatus* L., *Rhodiola rosea* L., *Festuca picta*, *Omalotheca supina*, *Helianthemum grandiflorum* (Scop.) DC. та *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. (рис. 2).

Ацидифільний комплекс складається з видів, поширених на виходах карпатського флішу палеоценового, еоценового та олігоценного віків та осадово-

метаморфічних породах мезозойської групи (кварцитах та кристалічних сланцях, гнейсах, гранітах та інших кристалічних породах). Фліш і кристалічні породи мають значну денудаційну стійкість, що сприяло збереженню реліктового рельєфу.

Кальцефільний комплекс складається з видів, поширених на вапнякових відкладах (мезозойських вапняках, відкладах нижньої та верхньої крейди), крейдових пісковиках, аргелітах і мергелях, а також багатих на вапно ґрунтах. Поширення вапнякових відкладів в Українських Карпатах не виходить за межі Внутрішньої антиклінальної зони, до якої належить давньокристалічне (мармароське) ядро та дві смуги юрських вапняків Закарпаття.

Особливістю скельних місцезростань є численні але вузькі екологічні ніші, що зумовлює низький рівень перекривання субедифікаторів; переважна більшість угруповань має 1 – 2 субедифікатори. До видів з вузькими екологічними нішами належать едифікатори *Salix herbacea* і *Salix kitaibeliana*, угруповання яких поширені в депресіях на пісковиках і сланцях Чорногори і Свидівця. За флористичною класифікацією угруповання верб трав'янистої і Китайбеля належать до класу *Salicetea herbacea*.

До петрофітного ФЦТ належать ацидифільні угруповання альпійського виду *Carex sempervirens* з субедифікатором *Scabiosa lucida* та субальпійського *Calamagrostis villosa* з субедифікаторами *Silene carpatica* (Zapal.) Czopik (на скелях і рухливих осипах) і *Pulsatilla alba* Reichenb. (на передвершинних скелястих виступах). Куничник пухнастий належить до видів з широкою екологічною амплітудою – від гігромезофітних до мезоксерофітних умов місцезростань, і, в залежності від конкретної ситуації, виступає едифікатором або субедифікатором угруповань субальпійських і альпійських лук та скель і осипищ.

На відміну від куничника, *Festuca picta* утворює численні невеликі за площею угруповання в альпійському і петрофітному (ацидифільний і кальцефільний комплекси) ФЦТ, які чітко розрізняються за умовами місцезростань і субедифікаторами.

Типовими ацидифільними петрофітними є угруповання з едифікаторами *Luzula alpino-pilosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Primula minima* та *Rhododendron myrtifolium*. Останній, будучи характерним альпійським видом, у петрофітному ФЦТ формує угруповання з субедифікатором *Pulsatilla alba* на крутих щербенистих схилах Туркула і Говерли [6].

У кальцефільному комплексі виділяється подібна за умовами місцезростань і субедифікаторами група фітоценозів, утворена двома едифікаторними видами, угруповання яких географічно не перекриваються – *Festuca saxatilis* (Чивчини і Мармарош) і *F. amethystina* (Чорногора і Свидівець). Слід зауважити, що вид *Festuca saxatilis* зустрічається тільки в Чивчинах (Лустон, Чивчин, Сулігул, Будийовська Велика, Гнатеса, Чорний Діл, Ротундул, Прилука) і в Мармароських горах (Піп Іван, Ненеска) де утворює флористично багаті угруповання, в яких *Festuca amethystina* виступає тільки як асектатор або компонент. *Festuca amethystina* поширена по усьому високогір'ю, в тому числі в Чивчинах і Мармароші, але утворює угруповання тільки в Чорногорі і Свидівці. Для Чивчин Б. Павловський [14] наводить різновидність *Festuca amethystina* var. *marmarossica* Zapal., який, ймовірно, заміщує типовий *F. amethystina*.

Кальцефільні угруповання мають ряд характерних рис – вузька екологічна ніша, особливий едафічний, гідро- і терморезими, ізольованість місцезростань і різкий екологічний перехід до сусідніх місцезростань, тобто відсутність або майже відсут-

ність межуючих фітоценозів екотонного типу. Комплекс цих факторів зумовив формування численних угруповань, серед яких багато рідкісних.

До рідкісних належить угруповання *Saussurea discolor* (Willd.) DC., що утворює монодомінантні фітоценози на рухливих вапнякових осипах і схилах, *Jovibarba preissiana* (Domin) Omelcz. Et Czopik (Великий Камінь), *Saxifraga luteoviridis* (Гнітеса, Сулігул), *Helianthemum grandiflorum* (Мокринів Камінь), *Rumex scutatus* (Драгобрат) та ін.

Історія формування кальцефільних угруповань і кальцефільної флори взагалі викликає багато запатань, найголовніше з яких, що таке кальцефільність – біологічна особливість виду, тобто вміст кальцію в ґрунті необхідна умова життя виду чи специфіка кальцепетрофітних місцезростань (добре прогріті і акумулючі тепло схили, ксерофітність тощо) є охоронним бар'єром для інвазії і пригнічення з боку молодших і прогресуючих видів, або обидва чинники діють одночасно. Багато кальцефільних видів систематично і географічно ізольовані, мають яскраво виразний реліктовий характер [7]. Тим не менш, за умови відсутності антропогенних порушень, вони представлені стійкими процвітаючими популяціями без ознак регресії.

Висновки

За допомогою аналізу еколого-ценотичної диференціації і ординації виявлені як континуальність, так і дискретність рослинного покриву. Через перекривання еколого-ценотичних амплітуд видів створюється картина неперервності рослинного покриву, яка виявляється у висотному і територіальному заміщенні. В той же час доволі чітко проявляється його дискретність: рослинні угруповання одного типу едификаторів і подібного флористичного складу трапляються на різних висотних рівнях і у різних фізико-географічних районах, але у подібних екологічних умовах. Цим створюється складна мозаїчна структура рослинного покриву, яка не завжди співпадає з висотною поясністю рослинності.

Відображення через ординацію закономірностей диференціації за едификаторними і субедификаторними видами може слугувати прогностичною матрицею. Теоретично ординаційний малюнок мав би мати цілісне, в обрисах еліптичної форми, зображення. Наявність “вікон” може і, ймовірно, означає, що виявлені далеко не всі угруповання, де кондомінантами виступають перелічені види. Можливі нові угруповання будуть описані за субедификаторами, що розташовані в сусідніх стовпцях рисунків, і, в міру віддалення, ймовірність їх існування (виявлення) знижується.

1. Брадїс С.М., Зап'ятова О.О. Високогірна рослинність // Рослинність Закарпатської області УРСР. – Київ: Вид-во АН УРСР, 1954. – С. 137 – 210.
2. Дідух Я.П. Ординація чагарничкових угруповань України // Укр. ботан. журн. – 1988. – Т. 45, № 6. – С. 11 – 14.
3. Дідух Я.П. Растительный покров горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана). – Київ: Наук. думка, 1992. – 256 с.
4. Гринь Ф.О. Рослинність вапнякових відслонень // Рослинність УРСР: Степи, кам'янисті відслонення, піски. – Київ: Наук. думка, 1973. – С. 356 – 372.
5. Макаревич В.П. Применение метода Чекановского при первичной обработке геоботанических описаний // Методы выделения растительных ассоциаций. – Л.: Наука, 1971. – С. 125 – 140.

6. Малиновський К.А. Рослинність високогір'я Українських Карпат. – Київ: Наук. думка, 1980. – 277 с.
7. Малиновський А.К. Кальцефільна флора високогір'я Українських Карпат // Укр. ботан. журн. – 1991. – Т. 48, № 4. – С. 23 – 28.
8. Малиновський К.А., Крічфалушій В.В. Високогірна рослинність // Рослинність України. – Київ: Фітосоціоцентр. – 2000. – Т. 1. – 230 с.
9. Попович С.Ю. Ландшафтні лісоценокомплекси долини р. Сіверський Донець // Укр. ботан. журн. – 1990. – Т. 47, № 5. – С.36 – 40.
10. Фодор С.С. Скальная высокогорная флора Советских Карпат // Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования. – М.: 1966. – С. 12 – 17.
11. Чопик В.І. Ботаніко-географічна характеристика Чивчино-Гринявських гір в Українських Карпатах // Укр. ботан. журн. – 1969. – Т. 26, № 6. – С. 3 – 16.
12. Шеляг-Сосонко Ю.Р. Ліси формації дуба звичайного на території України та їх еволюція. – Київ: Наук. думка, 1974. – 240 с.
13. Deyl M. Plants, soli and climate of Pop Ivan: Synecological study from Carpathian Ukraine // Opera bot. cechica. – Praga. – Troja, 1940. – Т. 2. – Р. 1 – 290.
14. Pawłowski B. Ogólna charakterystyka geobotaniczna gór Czywczynskich // Rozprawy Wydz. mat.-przyrod. Dz. B. – 1948. – Т. 72. – 76 s.

Державний природознавчий музей НАН України, Львів