

МІНІСТЕРСТВО НАУКИ І ОСВІТИ УКРАЇНИ

Ужгородський національний університет

Л.М. Фельбаба-Клушина, В.І. Комендар

**Фітоценологія
з основами синфітосозології**

Ужгород
2001

УДК 581.55 (02): 502.6 (02)

ББК Е 581.91я73

Рекомендовано
Міністерством освіти і науки України як навчальний посібник
для студентів вищих навчальних закладів
13.06.2001. Лист №14/18.2 – 845

Л.М. Фельбаба-Клушина, В.І. Комендар.

Фітоценологія з основами синфітосозології: навчальний посібник. – Ужгород: Ужгород. ун-т, 2001 – 212 с.

У посібнику висвітлені основні питання фітоценології. Узагальнені літературні відомості з класичної та сучасної фітоценології доповнені власними літературними даними авторів.

Представлені найважливіші характеристики популяцій рослин та їх роль у структурі фітоценозів, розглянуто видовий склад, структуру, динаміку та класифікацію рослинних угруповань. Дається визначення предмету і завдання синфітосозології та аналіз сучасного стану охорони фітосистем на прикладі Карпат.

Розраховано на студентів біологічних спеціальностей вузів, аспірантів, працівників природоохоронних установ та лісових господарств.

Науковий редактор:

С.М. Зиман –

головний науковий співробітник, доктор біологічних наук (Інститут Ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України)

Рецензенти:

Ю.Р. Шеляг-Сосонко –

академік НАН України, професор, доктор біологічних наук (Інститут Ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України)

Д.В. Дубина –

головний науковий співробітник, доктор біологічних наук (Інститут Ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України)

І.С. Антонова –

доцент, кандидат біологічних наук (Санкт-Петербурзький університет РАН)

Друкується за рішенням редакційно-видавничої ради УжНУ.

ISBN 966-7400-13-7

©Л.М. Фельбаба-Клушина, В.І. Комендар

©УЖГОРОДСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ, 2001

L.M. Felbaba-Klushina, V.I. Komendar

Phytocoenology with the principles of synphytosozology. – Uzhgorod: , 2001. – 212 p.

The text-book includes the main principles of the phytocoenology. The literary data on the both classical and modern phytocoenology are examined and supplemented with the own data and views on this subject.

The most important characteristics of the plant populations and their role in the phytocoenose structure, species structure, dynamics and classification of the plant communities, also the plant relations are presented. The definitions of the subjects and problems of the synphytosozoiogy are presented, and the analysis of the modern state of phytosystem protection of the Carpathians are given.

The text-book is intended for the higher school students of biology, post-graduates, and specialists in environment protection and forestry.

ISBN 966-7400-13-7

© L.M. Felbaba-Klushina, V.I. Komendar, 2001
© UZHGOROD NATIONAL UNIVERSITY, 2001

Зміст

Вступ	7
РОЗДІЛ 1 ФІТОЦЕНОЛОГІЯ ТА ЇЇ МІСЦЕ В СИСТЕМІ БІОЛОГІЧНИХ НАУК. ФІТОЦЕНОЗ, БІОЦЕНОЗ, ЕКОСИСТЕМА	12
РОЗДІЛ 2 КОРОТКИЙ ОГЛЯД ІСТОРІЇ ФІТОЦЕНОЛОГІЇ.....	15
2.1. Фітоценологія в Україні.....	23
РОЗДІЛ 3 ОСНОВИ ПОПУЛЯЦІЙНОЇ ФІТОЦЕНОЛОГІЇ.....	30
3.1. Популяція та ценопопуляція. Основні характеристики	30
3.2. Періодизація великого життєвого циклу квіткових рослин. Типи популяцій за їх віковим складом	31
3.3. Чисельність та просторова структура ценопопуляцій.....	35
3.4. Регуляція чисельності особин у ценопопуляціях.....	37
3.5. Екологічна ніша. Диференціація ніш	37
3.6. Фітоценотипи та домінанти	41
3.7. Еколого-фітоценотичні стратегії (ЕФС)	42
3.7.1. Вторинні типи стратегій	44
РОЗДІЛ 4 ВІДНОСИНИ РОСЛИН У ФІТОЦЕНОЗАХ	46
РОЗДІЛ 5 СКЛАД ТА СТРУКТУРА ФІТОЦЕНОЗІВ.....	48
5.1. Видовий склад фітоценозів	48
5.2. Ярусність	51
5.3. Мозаїчність	58
5.4. Синузійальність.....	60
5.5. Аспектність, рясність, проективне покриття.....	62
5.6. Консорції	63
РОЗДІЛ 6 ЗМІНИ ФІТОЦЕНОЗІВ У ЧАСІ.....	68
6.1. Добові та сезонні зміни фітоценозів	68
6.2. Різнорічні зміни фітоценозів (флюктуації).....	71
6.2.1. Екотопічні флюктуації	71
6.2.2. Фітоциклічні флюктуації.....	72
6.2.3. Зоогенні флюктуації.....	73

6.2.4. Антропогенні флюктуації	73
6.3. Сукцесії	74
6.3.1. Класифікація елементарних змін	74
6.3.2. Еволюція фітоценозів	76
6.3.3. Типи сукцесійних змін	78
6.3.3.1. Аутогенні сукцесії	80
6.3.3.2. Аллогенні (екзодинамічні) сукцесії.....	88
6.3.3.3. Антропогенні зміни угруповань	91
6.3.3.4. Сукцесії на перелогах	92
РОЗДІЛ 7 КЛАСИФІКАЦІЯ ФІТОЦЕНОЗІВ	95
7.1. Особливості рослинних угруповань як об'єктів класифікації.....	96
7.2. Асоціація – основна найменша одиниця класифікації фітоценозів	97
7.3. Фізіономічний підхід до класифікації рослинності. Розвиток поняття про асоціацію.....	97
7.4. Флористичний підхід до класифікації рослинності або принцип Браун-Бланке.....	102
7.5. Еколого-флористичний аналіз фітоценозів за методикою Браун-Бланке.....	103
7.6. Класифікація різних типів рослинності	117
7.6.1. Класифікація типів лісу за В.М. Сукачовим. Еколого-фітоценотичні ряди.....	117
7.6.2. Типи лісів за Є.В. Алексеєвим-П.С. Погребняком	120
7.6.3. Класифікації та коротка фітоценотична характеристика лісів Закарпатської області.....	123
7.6.4. Класифікація та коротка фітоценотична характеристика степової рослинності.....	125
7.6.5. Класифікація лучної рослинності.....	128
7.6.6. Класифікація та коротка фітоценотична характеристика лук Закарпатської області.....	136
7.6.7. Класифікація та коротка фітоценотична характеристика боліт.....	140
7.7. Класифікація рослинності України за методом Браун-Бланке.	146

РОЗДІЛ 8 ОСНОВИ СИНФІТОСОЗОЛОГІЇ.....	153
8.1. Проблеми відносин у "системі людина-природа". Екологічні кризи ...	153
8.2. Синфітозологія в системі охорони природи. Історія розвитку	159
8.3. Раритетні фітоценози. Принципи виділення та оцінки рідкісних рослинних угруповань. Основні поняття	161
8.4. Шляхи охорони раритетних фітоценозів	164
8.5. Особливості охорони різних типів фітоценозів.....	168
8.5.1. Охорона лісових фітоценозів	168
8.5.2. Охорона степової рослинності.....	176
8.5.3 Охорона лучної рослинності	180
8.5.4. Охорона боліт.....	182

Вступ

Живі організми в природі, як правило, живуть не ізольовано, а утворюють певні сполучення, які можуть складатись з індивідуумів одного виду, або ж видова різноманітність їх може бути значною. Сполучення рослинних організмів на певній території (лука, ліс, степ) у ботанічній науці називаються рослинними угрупованнями, або фітоценозами. Сукупність фітоценозів утворюють рослинність. Поняття "рослинність" потрібно відрізнити від поняття "флора". Флора – це сукупність рослин на певній території. Вивченню фітоценозів присвячена галузь ботаніки, яку називають фітоценологією.

... Ми в Черногірському лісництві Карпатського біосферного заповідника в темнохвойному пралісі з переважанням ялини звичайної (*Picea abies* Karst.). Пагони ялини темно-зеленого кольору. Листки (хвоя) вкриті восковим нальотом. На окремих листках можна помітити буруваті поздовжні смужки і дрібні крапочки. Це мікроскопічні грибки. На окремих гілках легко знайти пластинки лишайників, а на стовбурі – скупчення мохів, які, у даному, випадку складають так звану позаярусну рослинність. У пралісах, як правило, багато грибів, особливо мікоризних, які живуть у симбіозі з рослинами. Ялина є ніби ядром, навколо якого, у взаємозалежності живе багато організмів. Такі об'єднання організмів відомий фітоценолог Н. Беклемишев назвав консорціями, або "молекулами лісу".

Ялинники складаються з різних за віком дерев; проростки, молоді вегетативні, дорослі генеративні та старіючі особини. У пралісі досить часто зустрічаються повалені гниючі дерева, які відіграють у екосистемі лісу таку ж важливу роль як і ті, що продовжують рости. Вивченню вікової, просторової і функціональної структури популяцій, їх динаміки та ролі у структурі фітоценозів, присвячений розділ "Основи популяційної фітоценології".

Між популяціями різних видів рослин, які складають фітоценоз, існують взаємовідносини різних типів, які розглядаються у розділі "Відносини рослин у фітоценозах".

Видова різноманітність фітоценозів (альфа-, бета-, гама-різноманітність рослинності), елементи горизонтально (проективне покриття, мозаїчність), вертикальної (ярусність) та функціональної (синузіальність та консорції) структури фітоценозів розглядаються у розділі "Склад та структура фітоценозів".

Мандруючи ялиновим пралісом можна зустріти місця, де проведені санітарні рубки. У перші роки на лісосіці, завдяки різкій зміні освітленості, температурного, гідрологічного режимів та інших екологічних факторів формуються угруповання трав'янистих мезофітів з хамерію іван-чаю (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub.), суниці лісової, (*Fragaria vesca* L.), злаків та ін. Трав'янисті рослини поступово витісняються кущами – малиною (*Rubus idaeus* L.), ожиною (*R. caesius* L.), крушиною (*Frangula alnus* Mill.), бузиною (*Sambucus racemosa* L., *S. nigra* L.) та дрібнолистяними деревними породами, такими як береза (*Betula pendula* Roth.), осика (*Populus tremula* L.). Згодом ялина знову витіснить згадані рослини і заповнить свою екологічну нішу. Всі угруповання, які у даному випадку змінюють одне одного аж до повторного формування ялинника, називаються серійними угрупованнями, а сформований ялинник, який досягнув максимальної рівноваги з екотопом, називається, згідно з Ф. Клементсом (Clements), клімаксовим угрупованням.

Заміна одних рослинних угруповань іншими під впливом різних факторів (природних, антропогенних) називається сукцесіями. Різноманітні зміни рослинних угруповань (добові, сезонні, різнорічні, сукцесійні та ін.) розглядаються у розділі "Зміни фітоценозів у часі".

У ялиновому лісі трав'яний покрив місцями майже повністю відсутній, іноді представлений острівками квасениці (*Oxalis acetosella* L.) та мохів, а на окремих ділянках ялинників добре сформований трав'яно-чагарниковий ярус, де зустрічаються чорниця (*Vaccinium myrtillus* L.), баранець звичайний (*Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mert.) та інші. У структурі ялинового лісу часто зустрічаються кущі, що утворюють підлісок: малина, ожина, жимолость (*Lonicera nigra* L.), бузина та ін. Всі ці фрагменти ялинників утворюють окремі асоціації. Асоціація – це основна одиниця класифікації рослинності.

У розділі "Класифікація рослинності" розглядаються різні принципи виділення одиниць рослинності (синтаксонів), наведені приклади класифікації рослинності України й, зокрема, рослинності Карпат.

Як бачимо, очолюваний ялиною праліс являє собою ніби об'єднання складних сукупностей. При інтеграції таких сукупностей виникають нові якості. Ще в 1935 році англійський геоботанік А. Тенслі (Tansley) започаткував вчення про екосистеми. Всі компоненти екосистеми знаходяться у постійній взаємозалежності. Яскравим прикладом порушення лісових екосистем можуть бути явища, викликані

вирубіванням лісів у Карпатах без дотримання правил рубок. У листопаді 1998 року, під час злив, розвинулись катастрофічні повені, яких не знала історія Закарпаття. Під час дощів сформувались селеві потоки, на безлісих схилах багатьох гір почалися зсуви гранту. Адже ліси виконують водорегулюючу, ґрунтозахисну, кліматоутворюючу, санітарно-естетичну та інші функції.

Іншим прикладом наслідків непродуманого природокористування є спроби Закарпатської обласної сільгоспстанції перетворити полонини Карпат на квітучі продуктивні луки, потрібні для розвитку тваринництва області. Одним із найважливіших заходів на шляху до цієї мети було знищення на полонинах біловусників, які займають біля 50% площі високогірних лук, шляхом випалювання та внесення гербіцидів. Такі "наукові" заходи призвели до значної ерозії ґрунтів. Ці "сенсаційні" ідеї виникли в головах тих, хто не знав, що на полонинах зростає не просто біловус, а існує ціла біловусова екосистема, яка формувалася в горах впродовж століть і складається з багатьох компонентів. Біловусники мають не тільки сільськогосподарське значення як корм для тварин, але й виконують функцію захисту ґрунту від ерозії завдяки особливостям кореневої системи.

Проблемами охорони рослинних угруповань займається нова галузь фітоценології – синфітосозологія, основні положення якої викладені у розділі "Основи синфітосозології".

Основи синфітосозології є ключовими при вирішенні важливих проблем екології, кількість та масштаби яких, з кожним роком, зростають. Кожна освічена людина знає про проблеми Приаралля, Чорного моря, Амазонії, Кувейтську екологічну кризу, арктичне та аридне опустелювання, про наслідки аварій на АЕС та багато інших екологічних катаклізмів. Причиною цього є постійно зростаючі потреби людства, збіднення природних ресурсів на планеті та низька екологічна освіченість людей.

Боротьба з загрозою глобальної екологічної кризи стала сьогодні загальною проблемою всього людства. Відомо, що у 1992 р. у Бразилії на Всесвітній конференції ООН з проблем навколишнього середовища, було визнано, що найбільш важливою проблемою сучасності є охорона біорізноманіття на Землі.

У системі підготовки сучасних спеціалістів-біологів важлива роль належить курсу фітоценології. Знання про структуру та закономірності

розвитку фітоценозів, які включає дана наука, необхідні для планування раціонального використання та відновлення рослинного покриву, для вирішення багатьох природоохоронних питань. Неможливо зберегти зникаючий вид, якщо не вжити певних заходів по збереженню угруповання, в якому він зустрічається. Наприклад, неможливо зберегти загрожувані види рослин на болоті, якщо через певні обставини змінився його гідрологічний режим, який викликав сукцесійні зміни рослинного угруповання в цілому.

Охорона раритетних синтаксонів також базується на знаннях про структуру та динаміку рослинності. На жаль, за останні десятиріччя в Україні майже не видавались підручники з фітоценології, крім посібника "Основи фітоценології" (Григора, Соломаха, 2000), у яких би були відображені сучасні досягнення цієї науки. Бракує україномовної навчально-методичної літератури з фітоценології та синфітосозології.

Автори, проводячи науково-дослідну роботу в галузі фітоценології, охорони природи, а також працюючи на педагогічній роботі, вирішили зробити спробу заповнити цю прогалину на підставі існуючих підручників з геоботаніки, сучасних публікацій у вигляді монографій, наукових статей, як вітчизняних, так і зарубіжних дослідників. При написанні посібника використані праці Б.М. Міркіна, Ю.А. Злобіна, Т.О. Работнова, В.Д. Александрової, Х.Х. Трасса, П.Д. Ярошенка, Ю.Р. Шеляг-Сосонка, М.А. Голубця та ін., а також деякі власні дослідження авторів. У посібнику наведено приклади та рисунки переважно з підручників Т.О. Работнова (1978), Г. Вальтера (1982), Б.М. Міркіна (1986), Б.М. Міркіна та Л.Г. Наумової (1998), Р. Уйттекера (1986), В.С. Іпатова та Л.О. Кирикової (1997), Ю.А. Злобіна (1998) та інших.

У процесі роботи над посібником автори зустрічалися з багатьма труднощами і, в першу чергу, з тими, що стосуються термінології. Ми вважаємо, що для визначення вчення про фітоценози мають право на існування терміни як "фітоценологія", так і "фітосоціологія". В тексті ми надали перевагу терміну "фітоценологія", оскільки, слідом за О.П. Шенніковим та Т.О. Работновим, вважаємо його найбільш вдалим щодо вчення про фітоценози. Зауважимо також, що посилання на відомих зарубіжних авторів ми подавали за літературними джерелами, які наводяться у списку літератури.

Автори свідомі того, що різні теми у посібнику висвітлені не в однаковій мірі. Це обумовлено як різним станом вивченості окремих

питань, так і обмеженими можливостями охопити весь матеріал у рамках одного посібника. Ми не включали в об'єм посібника розділ з екології рослин, у тому числі про життєві форми рослин, оскільки вони включені до програми курсу "Екологія рослин з основами геоботаніки". В об'єм посібника не включено розділ "Методи фітоценологічних досліджень", оскільки автори готують його до друку окремим виданням. Навчальний посібник розрахований на студентів старших курсів університетів і педагогічних інститутів (біологічні спеціальності) та сільськогосподарських вузів, а також аспірантів. Сподіваємося, що у посібнику знайдуть для себе корисну інформацію наукові співробітники і спеціалісти-практики природоохоронних установ.

Окремі розділи книги написали: Фельбаба-Клушина Л.М. – розділи 1-6 (крім 6.3.3.1.), 7, 8 (крім 8.5.1.), Комендор В.І. – вступ, підрозділи 6.3.3.1, 8.5.1.

Автори щиро вдячні всім, хто допоміг створити цю книгу: Ю.Р. Шеляг-Сосонку (конструктивні доповнення до розділів "Класифікація рослинних угруповань" та "Основи синфітосозології), Й.М. Берку (консультації та критичні зауваження щодо змісту книги), І.О. Антоновій (консультації, конструктивні доповнення до розділу "Класифікація рослинності"), Д.В. Дубині (консультації по розділу "Зміни фітоценозів у часі").

Автори висловлюють особливу подяку С.М. Зиман за допомогу у вдосконаленні структури тексту.

РОЗДІЛ 1

ФІТОЦЕНОЛОГІЯ ТА ЇЇ МІСЦЕ В СИСТЕМІ БІОЛОГІЧНИХ НАУК. ФІТОЦЕНОЗ, БІОЦЕНОЗ, ЕКОСИСТЕМА

Зелені рослини на відносно однорідних ділянках місцезростання утворюють сукупності, які називають фітоценозами.

Фітоценологія (від грецького *phyton* – рослина, *koinos* – спільний, *logos* – наука) – наука про закономірності складу структури, динаміки та поширення рослинних угруповань або фітоценозів (Гродзинский и др., 1991). Ліс, лука, степ, болото це все об'єкти фітоценології.

Одним із кращих визначень фітоценозу тривалий час вважалося визначення В.М. Сукачова (1935; с. 13-14, цит. за: П.Д. Ярошенко, 1961): **"Під фітоценозом потрібно розуміти будь яку сукупність рослин на певній території, що знаходиться у стані взаємозалежності та характеризується певним складом та будовою, а також певними взаємовідносинами з середовищем. Ця взаємозалежність визначається тим, що рослини ведуть боротьбу за існування шляхом пристосування до умов життя, та разом з тим, одні змінюють середовище існування інших і цим інколи визначають можливість існування окремих рослин у фітоценозах"**. За останні десятиріччя, коли концепція континууму¹ та концепція екологічної ніші досягли свого апогею, визначення фітоценозу поступово змінювалося.

Одним із найбільш сучасних потрібно вважати визначення А.М. Гродзинського та співавторів (1991): **"Фітоценоз – умовно однорідна частина рослинного континуума. Фітоценози складаються з популяцій, диференційованих за екологічними нішами та пов'язаних між собою взаємовідносинами"**.

У посівах рослин основні ознаки фітоценозу (взаємовплив між рослинами, а також між рослинами та середовищем) виражені дуже добре, тому посіви відносяться до особливої групи рослинних угруповань – **агрофітоценозів**.

Фітоценози є складовою частиною більш складних природних систем – біогеоценозів. Вчення про біогеоценози засноване В.М. Сукачовим. **Біогеоценоз** – це сукупність на певній частині земної поверхні однорідних природних явищ (атмосфери, гірської породи,

¹Концепція континууму – концепція, що відображає континуум фітоценологічний, який є основною властивістю рослинності. Це дозволяє розглядати рослинність як безперервну мозаїку популяційних розподілів, пов'язаних умовами середовища (Гродзинский и др., 1991).

рослинності, тваринного світу та світу мікроорганізмів, ґрунту та гідрологічних умов), що має свою особливу специфіку взаємодії цих складових компонентів, особливий тип обміну речовин та енергії їх між собою та іншими явищами природи і являє собою внутрішньо суперечливу єдність, що знаходиться у постійному русі і розвитку (Сукачов, 1964, с. 23, цит. за: Т.А. Работнов, 1978).

Біогеоценоз складається з екотопу та організмів, що утворюють біоценоз.

Місце, де живуть рослини, тварини та мікроорганізми, називають їх екотопом. Екотоп складається з кліматопа (атмосфера) та едафотопу (ґрунтові умови).

Біоценоз складається з рослин (фітоценоз), тваринного населення (зооценоз) та мікроорганізмів (мікроценоз). Крім того, біоценози утворені різними у трофічному відношенні групами організмів, автотрофами та гетеротрофами.

Автотрофи представлені, в основному, фототрофами, тобто зеленими рослинами, які використовують енергію сонячних променів і створюють органічну речовину, та хемотрофами (бактерії), які використовують енергію відновлення хімічних сполук. Хемотрофи продукують дуже незначну частину органічної речовини.

Гетеротрофи (тварини, бактерії, актиноміцети, гриби, квіткові паразитні та сапрофітні рослини) використовують органічну речовину, утворену автотрофами. Вони отримують від автотрофів і енергію, і життєво важливі речовини. У свою чергу, особливо сапротрофи, здійснюють мінералізацію відмерлих органів рослин, а також фіксують атмосферний азот.

Межі біоценозу визначаються у горизонтальному напрямку межею властивого йому фітоценозу, а у вертикальному - висотою надземних органів рослин та глибиною проникнення їх підземних органів.

У літературі часто замість терміну "біогеоценоз" вживається термін "екосистема", який запропонував А. Тенслі (Tansley). Т.О. Работнов вважав, що це ідентичні поняття.

Різниця між цими поняттями полягає в тому, що екосистема – це явище ієрархічне й безмежне. Як екосистему можна розглядати, наприклад, гниючий пень, лісовий фітоценоз. Біогеоценоз розглядають як хорологічну одиницю, що має межі, окреслені межами фітоценозу. *"Біогеоценоз – це екосистема в межах фітоценозу"* (Лавренко, Дылис,

1968, с. 150). Отже, екосистема – більш широке поняття, ніж біогеоценоз, оскільки екосистемою може бути не тільки біогеоценоз, але і такі системи, як, наприклад, акваріум, зерносховище та ін.

Сукупність біогеоценозів Землі утворює її біосферу, зовнішню оболонку планети.

Фітоценоз – один із проявів диференціації біосфери на колективні окремоті, в основі якого лежить не спадковість, як у популяцій, а асоційованість. Звідси випливає, що велика кількість досліджень популяцій чи ценопопуляцій рослин є розділами не фітоценології, а демології (демографії рослин). Це не значить, що фітоценологія не містить знань, пов'язаних із вченням про популяції, у тій мірі, в якій ці знання пояснюють роль популяцій в організації фітоценозу, - це фитоценологія, а точніше її розділ – популяційна фітоценологія. Будь-які дослідження, пов'язані з вивченням функції рослинних угруповань, відносять звичайно, до екології.

Фітоценологія вивчає склад, структуру та динаміку рослинних угруповань, механізми взаємодії ценопопуляцій, що утворюють угруповання. Основною проблемою фітоценології є вивчення динаміки рослинних угруповань та їх класифікація. Головним завданням фітоценології є інвентаризація рослинного покриву земної кулі, його класифікація та картування, оскільки тільки на цій основі можливо оцінити сучасний стан окремої ділянки рослинності та визначити тенденції його змін, а також розробити наукові шляхи використання та охорони.

РОЗДІЛ 2

КОРОТКИЙ ОГЛЯД ІСТОРІЇ ФІТОЦЕНОЛОГІЇ

У розвитку фітоценології виділяють три основні етапи, які можуть бути названі передісторією (до 1910 р.), історією (1910-1960) та сучасним етапом.

Видатний естонський фітоценолог Х.Х. Трас написав чудову монографію "Геоботаника, история и современные тенденции развития" (1976) – єдине у світовій фітоценологічній літературі історіографічне видання, яке дає широку панораму розвитку фітоценології у всіх країнах світу від зародження науки до 80-х років.

Як вказує автор, про фітоценози згадував ще К. Лінней. Перші фітоценологічні ідеї беруть свій початок у працях ботаніків та географів XVIII ст. Значний вплив на формування еколого-фітоценологічного мислення натуралістів справили праці німецького мандрівника та природодослідника А. Гумбольдта (Humboldt, 1973). Широкий географічний кругозір ученого дозволив йому продемонструвати роль кліматичних умов у житті рослин, обґрунтувати ідею горизонтальної зональності та вертикальної поясності рослинності, встановити фізіономічні типи рослин. Він вперше застосував термін "асоціація".

Відомий ботанік А.П. Декандоль (de Candolle 1885) спостерігав залежність поширення рослин від умов зростання і свої висновки використовував для розробки раціональних методів ведення сільського та лісового господарств.

Датський учений І. Скоу (Scow, 1835) розглядав явище впливу на рослини тепла, вологи та інших факторів середовища; він виділив групи рослин за домінуючими видами.

У 20-ті роки XIX ст. виникло поняття "формації", як угруповання рослин, що визначає зовнішній вигляд рослинного покриву. Учені почали проводити описи рослинних формацій різних географічних районів.

Важливу роль на початкових етапах розвитку фітоценології відіграли російські учені. Нагадаємо, що Петербурзькою Академією наук в кінці XVIII ст. були проведені великі експедиції з метою дослідження природних багатств Росії, адже до середини XVIII ст. її рослинні ресурси майже не вивчалися. Така флористико-інвентаризаційна робота, в ході якої накопичився великий фактичний матеріал, спонукала російських та зарубіжних учених, що були запрошені до Академії наук з усіх кінців світу,

до порівняння рослинного покриву різних областей та деяких узагальнень.

Чудові описи рослинності мають місце у відомій праці С.П. Крашеніннікова "Описание Земли Камчатки" (1755); багато цікавих спостережень зустрічається у працях А.Т. Болотова (1952). Ще у 1839 р. Ф.Тецман – управитель Асканії-Нова (колишня Таврія) вивчав степову рослинність, вперше застосувавши метод пробних площин, а його стаття вважається першою друкованою працею в області фітоценології (Тецман, 1839).

Елементи фітоценологічного підходу до вивчення рослинності можна знайти у працях академіка К.М. Бера (1838). Основи теорії фітоценології викладені також у працях А.Бекетова (1858), Ф.І. Рупрехта (1866), С.І. Коржинського (1888), І.К. Пачоського (1891), Г.М. Висоцького (1898, 1915), Х. Поста (1851), А. Кернера (1863), А. Грізебаха (1874-1877), Р. Сернандера (1892, 1894, 1901) та ін. Для цього періоду характерна відсутність чіткого визначення завдань фітоценології. Він закінчився III Міжнародним ботанічним конгресом у Брюсселі, який відбувся у 1910 році. На конгресі особлива увага приділялась проблемам фітоценології. Було прийнято рішення узаконити рослинну асоціацію як основну класифікаційну одиницю. Визначення асоціації дали французький фітоценолог Ш. Флао (Flauhaut) та швейцарський К. Шретер (Schroeter): "*Асоціація – це рослинне угруповання певного флористичного складу з однорідними умовами місцезростання та одноманітною фізіономією*" (Flauhaut, Schroeter, 1910; с. 24). Це визначення мало один значний недолік; його автори не встановили міру об'ємів понять "*певний флористичний склад*" та "*однорідні умови місцезростання*", що призвело до того, що різні геоботанічні школи розробили різні трактування об'єму основної класифікаційної одиниці.

Спільним для всіх фітоценологів історичного періоду розвитку науки було те, що асоціацію розглядали як аналог ліннеєвського виду. Цю першу парадигму (від грецького *paradigma* – приклад, взірець) фітоценології прийнято називати організмістською, оскільки в її основу покладено ідею схожості між рослинним угрупованням та організмом.

Рослинне угруповання організмісти розглядали як результат коеволюції (тобто еволюції через взаємоприспосовування) видів. Прихильники цього напрямку вважали, що кожне рослинне угруповання чітко відмежоване від інших (концепція дискретності). Лідер школи

фітоценології колишнього Радянського Союзу, він же лідер організмів, академік В.М. Сукачов (1910, 1914, 1915, 1955, 1960, 1973) інтенсивно займався проблемами теорії фітоценології та питаннями типології лісів. Його найбільш відома праця – це монографія "Введение в учение о растительных сообществах" (1915).

Основним фактором організації угруповання вважалися переважаючі в масі види, які В.М. Сукачов назвав едифікаторами. Ці види, на думку організмів, "підбирають" собі супутників й визначають функціональні особливості угруповання.

В.В. Альохін (1915, 1926, 1931, 1935, 1946) вивчав степову флору, розробляв методи вивчення рослинних угруповань, займався проблемами класифікації рослинності.

О.П. Шенніков (1942, 1958, 1962) досліджував рослинність лук. Його праці поклали початок лукознавчому напрямку у фітоценології.

На початку 40-х років В.М. Сукачов розробив основи нової наукової галузі – біогеоценології, що в значній мірі просунуло вперед знання про функції рослинного угруповання як частини більш загальної природної єдності живого та неживого, яке учений назвав біогеоценозом.

Л.Г. Раменський (1910, 1915, 1937, 1950, 1971), один з найбільш видатних фітоценологів ХХ ст., зробив свій перший науковий виступ на XII з'їзді природодослідників та лікарів у 1910 р., де сформулював ідею нової парадигми у фітоценології – принцип безперервності рослинного покриву. Його ідеї були підтримані і розвинуті тільки у 60-х роках.

У колишньому Радянському Союзі в цей період були досягнуті значні успіхи у вивченні рослинності. Під керівництвом академіків Е.М. Лавренка та В.Б. Сочави була сформована картографічна школа і створені карти рослинності для всієї території Союзу.

Парадигма організмів відзначалась логічною стрункістю і тому довгий час була доброю основою для організації "Наукового товариства" фітоценологів усього світу. Зазначимо, що після Брюсельського конгресу (1910 р.) у Західній Європі чітко намітилися дві геоботанічні школи; франко- швейцарська (або школа Цюріх-Монпельє), куди ввійшли Й. Браун-Бланке (Braun-Blanquet), Е. Рюбель (Rubel), Г. Брокман-Йерош (Brockmann-Ierosch) та ін., а також шведська школа на чолі з Г. Дю-Ріє (Du-Rietz). Представники франко-швейцарської школи при класифікації рослинності спиралися на флористичний склад рослинних угруповань і пов'язану з ним фізіономію (склад життєвих форм).

Е. Рюбель заснував у Цюріху в 1918 р. геоботанічний дослідний інститут, директорами якого були, крім Е. Рюбеля, такі відомі фітоценологи, як Х. Брокман-Йєрош, В. Людї (Ludi), Г. Елленберг (Ellenberg). Інститут здійснив картування рослинності Швейцарії та інших країн Європи, організацію міжнародних фітогеографічних експедицій. Перу Е. Рюбеля належить видатна монографія про рослинні угруповання Землі (Rubel, 1930).

На початку 30-х років ХХ ст. організований Й. Браун-Бланке інститут S.I.G.M.A. (Міжнародний геоботанічний інститут середземноморських та альпійських країн) у Монпельє (Франція) став центральною дослідницькою установою європейської фітоценології. Ідеї Й. Браун-Бланке (1964) та його колег поширились по всьому світу.

Представники шведської школи звертали основну увагу на детальну характеристику структури угруповань, а саме на домінанти у кожному ярусі. Разом з тим у шведській школі було введено поняття про константні види, тобто такі види, що зустрічаються на всіх (або більшості) ділянках даного типу угруповань. Найменша площа, на якій зустрічаються усі константні види даного типу угруповань, є його мінімальним ареалом (mini-areal).

Із трьох домінуючих шкіл фітоценології (Й. Браун-Бланке Г. Дю-Ріє та Ф. Клементса, - див. ст. 23-24) у післявоєнний період перша розширилась і зміцніла, а дві інші поступово втратили свої позиції. Основною причиною процвітання ідей школи Й. Браун-Бланке було те, що для класифікації рослинного покриву була розроблена чітка ієрархічна система, яку можна легко доповнювати, змінивши, після накопичення нового матеріалу ранг тієї чи іншої одиниці, тобто ця система гнучка й відкрита. Завдяки цьому таксони, при потребі, здатні швидко змінювати свій, ранг, наприклад, у напрямку підвищення (асоціації перетворюються у союзи, союзи – у порядки). Система Й. Браун-Бланке застосовується у різних умовах – Арктики, помірної зони та тропіків. Активні представники школи (особливо Р. Тюксен (Tuxen, 1969, 1970, 1972)), проводили широкомасштабні колективні роботи (складання "Продрому" рослинних угруповань Європи).

Незважаючи на те, що школа Й. Браун-Бланке та її методологія виділення таксонів суттєво вплинула на розвиток фітоценології у Середній Європі, саме тут виник інший напрямок – вивчення екологічних груп.

Т. Ліпмаа (Lippmaa, 1931, 1933, 1939, 1940) розробив принципи виділення так званих елементарних життєвих форм (ЕЖФ), що були близькі до екогруп. Пізніше Г. Елленберг (Ellenberg, 1950, 1953, 1954, 1963) виділив декілька десятків екологічних груп рослин, за допомогою яких характеризуються різні фактори середовища (температурні умови, освітленість, рН ґрунту, вміст азотних сполук, гідрологічні умови), а також екологічні групи, що індикують комбінації факторів.

Класифікація Г. Елленберга найчастіше використовується для безрангових угруповань, за допомогою яких зручно оцінювати екологічну ситуацію місцезростання. Він розробив теорію та методику каузальної фітоценології та видав чудову монографію про рослинність Середньої Європи (Ellenberg, 1963).

Наполегливим пропагандистом організму в Америці був відомий учений Ф. Клементс. Його праці сприяли швидкому розвитку екології та фітоценології як у Америці, так і в Європі (Clements, 1905, 1916, 1920, 1949). В цей час відбулися важливі події: було створено американське ботанічне товариство (1906), розпочато екологічні дослідження у Скелястих горах, було здійснено міжнародну експедицію через весь американський континент (1912), у якій прийняли участь відомі європейські учені (А. Тенслі, К. Шретер, Е. Рюбель та ін.), почав виходити журнал "Ecology" (1920).

Ф. Клементс багато років очолював основний напрямок американської фітоценології – школу динамічної екології. Одна з основних фітоценологічних тез Ф. Клементса – це розподіл рослинних угруповань на серійні та клімаксові. Учений вважав, що сукцесійний процес – універсальне явище у рослинному покриві, і порівнював його з онтогенезом окремого організму. За Ф. Клементсом кінцевим результатом сукцесійного процесу є формування клімаксу – формації, яка знаходиться у певній рівновазі з кліматичними умовами відповідної території.

Разом з Ф. Клементсом працював Д. Найколс (Nichols, 1917, 1923, 1929), який приділяв основну увагу класифікації рослинності.

Провідний англійський фітоценолог А. Тенслі (Tansley, 1920, 1923, 1939, 1946) протягом багатьох років розвивав учення про клімакс-формації та обґрунтував вчення про екосистеми. Він вважав, що тваринне населення та рослинність певної місцевості тісно пов'язані між собою і цей біогеоценоз, або, за Ф. Клементсом – біом, разом з усіма факторами живої та неживої природи і складає екосистему (Tansley,

1939). Як ми вже згадували, В.М. Сукачов висунув аналогічне поняття, назвавши відповідну одиницю біогеоценозом. Що стосується понять "екосистема" та "біогеоценоз", то перше перед другим має такі переваги, як пріоритет та термінологічна простота.

А.К. Каяндер (Cajander, 1905, 1909, 1949) – найбільш відомий представник фінської фітоценології, завоював всесвітнє визнання своїм лісотипологічним ученням. Він виділяв типи лісу на основі ознак надземних (кущикового, трав'янистого та мохово-лишайникового) ярусів.

Датський еколог та фітоценолог К. Раункієр (Raunkiaer, 1905, 1908, 1934) ще у 1905 р. виклав основи учення про життєві форми, які виділяв за положенням у рослин бруньок та пагонів під час несприятливого періоду життя. Найвищою таксономічною категорією К. Раункієра є клас формацій, а основною одиницею класифікації є формація. К. Раункієр був одним з перших фітоценологів, які для опису рослинності застосували метод пробних площин (0,1 м), що закладалися на ділянці у великій кількості (25-30 шт.). Опрацьовуючи дані статистично, він виявляв відсоток зустрічності кожного виду. Для виділення формацій використовувалися види з зустрічністю 81-100%.

Одним з перших представників кількісно-статистичного напрямку у фітоценології вважається француз П. Жаккар (Jaccard, 1901, 1912, 1914, 1928). У своїх працях він описував флору швейцарських та французьких Альп і шляхом порівняння намагався виявити їх флористичні відмінності та встановити екологічні, географічні й історичні причини формування цих флор. Для цього П. Жаккар розробив спеціальний коефіцієнт, на основі якого він доводив, що співвідношення кількості видів певної флори оберненопропорційне різноманітності екологічних умов місцезростання даної флори.

Отже, для фітоценології історичного етапу характерні організаційні аналогії. Фітоценологи, за винятком деяких учених, які випереджали час (Л.Г. Раменський у Росії, Х.Г. Глізон (Gleason, 1910, 1917, 1936, 1939) в Америці, Г. Негрі (Negri, 1954, 1970) в Італії) вважали, що рослинні угруповання схожі з організмами і мають чітко окреслені межі, за якими їх можна розрізнити.

Така уява в науці панувала до 60-х років, коли перемогли ідеї Л.Г. Раменського та Х. Глізона. Ми вже згадували, що Л.Г. Раменський ще у 1910 р. виклав своє бачення рослинності і сформулював концепцію

континууму. Тим самим учений виступив проти основного кредо організмів, а саме дискретності рослинних угруповань.

Л.Г. Раменський вважав, що кожний вид індивідуально розміщений у просторі і кожний по-своєму приходить в угруповання та зникає з нього при його змінах. Таким чином, рослинність – це не сукупність організованих коадаптацією угруповань, які можна відрізнити одне від одного, а безперервне явище чи континуум (від лат. *continuum* – безперервний). Рослинні угруповання поступово взаємоперетворюються, а межі між ними умовні. Розділ континууму на угруповання – це суб'єктивний, але необхідний процес, бо інакше неможливо інвентаризувати рослинність, тобто оцінити площі різних типів угруповань, їх продуктивність, аналізувати наслідки антропогенного впливу. Організми вважали, що, виділяючи угруповання, вони відкривають приховані у природі відокремленості, що схожі на окремі рослини.

Отже, зміна парадигм у фітоценології сталася в 60-х роках.

В Америці на початку 50-х років спалахнула яскрава наукова зірка – Р. Уїттекер (Whittaker), який до кінця 80-х років очолював фітоценологічну школу США і мав величезний вплив на розвиток усієї світової фітоценології. Його книга "Растительные сообщества и экосистемы", що побачила світ у російському перекладі у 1982 році – одна з кращих праць з фітоценології та екології. Якщо Л.Г. Раменський та Г. Глізон сформулювали парадигму континууму, то нова парадигма зобов'язана своїм утвердженням Р. Уїттекеру. Його праці з вивчення гірських систем США, як і праці з вивчення рослинності штату Вісконсин, стали досконалою ілюстрацією нової уяви про рослинність. Після смерті Р. Уїттекера найбільш видатним фітоценологом США став Р. Макінтош (McIntosh). Він зробив огляд досягнень американської екології рослин за 25 років (1947-1972) (McIntosh, 1974), опублікував декілька праць присвячених теорії екологічної ніші. У працях Р.Р. Макартура (McArthur, 1976), Ю. Одума (Odum, 1975) та Р. Уїттекера (Whittaker, 1975) (цит. за: Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, 1998) розвинуто одне із найбільш сучасних понять фітоценології та екології, а саме поняття екологічної ніші.

У Росії прихильниками ідей Л.Г. Раменського стали В.І. Василевич (1969, 1972, 1983, 1992), В.С. Іпатов (1966, 1970), О.О. Ніценко (1971), В.Д. Александрова (1964, 1969), Т.О. Работнов (1963, 1987, 1992) та інші; у Естонії – Т. Фрей (1967, 1970, 1973), Х. Трасс (1976) та В.В. Мазінг (1968, 1972, 1973).

Т.О. Работнов сформулював ценопопуляційний напрямок у фітоценології. Ці ідеї разом з Т.О. Работновим розвивав О.О. Уранов (1935, 1965, 1966), який створив у Московському педінституті лабораторію по вивченню ценопопуляцій. Продовжувачами ідей О.О. Уранова є О.А. Смірнова (1987), Л.Б. Заугольнова (1976), Л.О. Жукова (1987), а у Казані М.В. Марков (1986, 1990, 1991), Г.С. Розенберг (1984) та інші.

Б.М. Міркін, один з найбільш відомих російських фітоценологів сучасності, багато праць присвятив теорії та методичним питанням фітоценології (Миркин, 1985, 1986, 1988; Миркин, Наумова, 1998 та ін.). Б.М. Міркін очолює уфімську школу фітоценологів, яка при вивченні рослинності застосовує флористичні методи Браун-Бланке та статистичні методи обробки.

Що стосується розвитку фітоценології в інших країнах, то слід відмітити, що такі польські вчені, як В. Шафер (Szafer, 1923, 1927), С. Кульчинський (Kulszynski, 1923, 1927), Б. Павловський (Pawlowski, 1923, 1927), а також румунські фітоценологи О. Пушкару-Сорочану (Puscaru-Soroceanu, 1956), А. Пауке (Pauca, 1956) поєднують підходи як еколого-фізіономічної, так і флористичної шкіл. Зокрема, вони приділяли основну увагу вивченню сукцесійних змін рослинного покриву й багато праць присвятили рослинності Татр. Польські фітоценологи розробили також методіку статистичної обробки описів угруповань (Florek, 1951; Matuszkiewicz, Polakowska, 1955), удосконалили методіки геоботанічного картування (Chodzieki, 1956; Myszkowski, 1958, 1968).

Чеські та словацькі фітоценологи працювали на початку ХХ століття під значним впливом ідей німецької школи Друде з її еколого-фізіономічним підходом до класифікації рослинності, який включав виділення одиниць рослинності за переважанням певних життєвих форм, а не за детальним аналізом флористичного складу угруповань. Згодом вони почали застосовувати метод флористичної класифікації Й. Браун-Бланке. Видатними фітоценологами Чехії були Й. Кліка (Klika), Й. Подпера (Podpera) та ін. Праці Й. Подпери стосуються вивчення степової рослинності (Podpera, 1935). Й. Кліка значну увагу приділяв теоретичним питанням фітоценології (Klika, 1948, 1955, цит. за: Х. Трасе, 1976). Останні десятиріччя чеські та словацькі фітоценологи багато працюють над методикою геоботанічного картування (Vikuska, a kol., 1968; Mlady, 1961), над вивченням динаміки рослинних угруповань (Pelisek, 1978;

Kovarova et al., 1992), а також над теоретичними питаннями фітоценології. Так, наприклад, М.А. Юрко (Iurko, 1973, цит за: Б.М. Міркін, Б.М. Шеляг-Сосонко, 1979) запропонував принцип різнобічної диференціації фітоценозів, який діалектично розвиває принцип класифікації Браун-Бланке.

В Угорщині фітоценологія почала інтенсивно розвиватися після другої світової війни. Центром її став Ботанічний інститут Угорської Академії наук у Вацратоті, що поблизу Будапешта. Р. Шоо (Soó, 1958, 1973) та Б. Зойомі (Zolyomi, 1954) розробили основні принципи геоботанічного картування всієї території Угорщини. Для угорської фітоценології характерні комплексні фітоценологічні дослідження (з дослідженнями ґрунту та мікрокліматичних умов).

Представники німецької фітоценології, фітоценологи скандинавських країн, російські та українські учені дотримуються традицій школи Браун-Бланке. Дуже активно в цьому напрямку працюють учені Іспанії, праці яких, присвячені синтаксономічному різноманіттю та розвитку математичних методів аналізу (Margalef, 1994; Pineda et al., 1994, цит. за: Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, 1998). Лідером європейської синтаксономії на сьогодні є італійський учений С. Пігнатті, (Pignatti, 1990, 1994; Pignatti et al., 1993, 1995). Праці С. Пігнатті (Pignatti, 1990), як організатора єдиної синтаксономії Європи (проект "Огляд рослинності Європи"), мають загальноєвропейське значення і сприяють процесу конвергенції та руйнуванню національно-територіальних традицій у південноєвропейській фітоценології. Над єдиною синтаксономією Європи працюють, зокрема, словак Л. Муцина (Mucina et. al., 1993), чех Я. Моравец (Moravec, 1989), англієць Дж. Родвелл (Mucina, Rodwell et al., 1993), німець Х. Диршке (Dirschke, 1994) та ін.

2.1. Фітоценологія в Україні

У межах біологічного циклу наукових дисциплін на Україні фітоценологія є традиційною. Одним з її засновників є **К.Й. Пачоський**, який вперше чітко сформулював думку про те, що рослинність є предметом самостійної науки, яку він називав фітоценологією.

На початку ХХ ст. фітоценологія розвивалася у декількох наукових центрах, розташованих на півдні України – Харкові, Одесі, Херсоні. Починаючи з 20-х років, центром її розвитку став Київ, відколи у 1927 р.

тут було організовано першу в республіці лабораторію геоботаніки, яку в 1931 р. було реорганізовано у відділ. Першим його завідувачем був **Ю.Д. Клеопов** – учень засновника Інституту ботаніки **О.В. Фоміна**. Ю.Д. Клеопов – відомий фітоценолог, флорист, ботанік-географ, флорогенетик, автор оригінальних праць у цих областях ботанічної науки (Клеопов, 1929, 1936, 1938, 1941 – цит. за: Клеопов, 1990). Він вивчав флору та рослинність багатьох регіонів України, широколистяних лісів всієї Європейської частини колишнього СРСР, детально аналізував склад їх флори та етапи розвитку; приділяв особливу увагу характеристиці реліктових типів рослинності; займався питаннями ботаніко-географічного районування. Розвиваючи свої погляди на історію рослинності, учений спочатку розробив класифікацію географічних, а пізніше – ценогенетичних елементів. Цими працями був започаткований новий напрямок, який можна вважати флороценогенетичним (Шеляг-Сосонко, 1991). Розвиваючи цей напрямок, Ю.Д. Клеопов у 40-ві роки написав фундаментальну працю "Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР", але вона вийшла друком тільки у 1990 р. Ю.Д. Клеопов використав у своїй роботі принципово новий методичний підхід до аналізу рослинності і зробив висновок, що флора широколистяних лісів Європи в історично-генетичному відношенні являє собою надзвичайно складний комплекс, який утворили різні генетичні, історичні, міграційні та ценотичні елементи.

Д.К. Зеров – фітоценолог, флорист, флорогенетик, бріолог, також вивчав флору різних регіонів України, займався проблемами походження рослинного світу, зокрема питаннями філогенії нижчих рослин (Зеров, 1972). Значний вклад Д.К. Зерова у вивчення флори сфагнових і печіночних мохів. Він вивчав ареали, екологію, мінливість їх видів, також розробив стратиграфію і класифікацію боліт. Результати вивчення рослинності боліт викладені у монографії "Болота УРСР. Рослинність і стратиграфія" (1938). Д.К. Зеров також вперше запропонував схему поділу голоцену на ранній, середній і пізній, а також дав характеристику клімату і рослинності кожного з цих періодів.

Д.Я. Афанасьєв зробив суттєвий внесок у вивчення рослинності України та її класифікацію. Все своє життя він присвятив вивченню лук України, розробці їх еколого-фітоценотичної та типологічної класифікацій, а також господарських заходів по підвищенню продуктивності. Усі матеріали Д.Я. Афанасьєв узагальнив у фундаментальній праці

"Рослинність УРСР. Природні луки" (1968). Коло його наукових інтересів не обмежувалося тільки луками, а поширювалось і на деревну, чагарникову та болотну рослинність пониззя Дніпра.

Геоботанічне картування та районування рослинності продовжував **Г.І. Білик**. Основними об'єктами його досліджень були галофільна та степова рослинність. Г.І. Білик встановив, що рослинність засолених ґрунтів має загальну площу понад 1 млн. га і вона поширена переважно на Лівобережжі Середнього Придністров'я, на терасах Сіверського Дінця та на Причорноморській низовині. Він узагальнив отримані дані у монографії "Рослинність засолених ґрунтів України, їх розвиток, використання та поліпшення" (1963).

Разом з Г.І. Біликом та Д.Я. Афанасьєвим у відділі геоботаніки Інституту ботаніки НАНУ працювала відомий в країні болотознавець **Є.М. Брадiс**. Разом з **Г.Ф. Бачуриною** вона описала близько 300 боліт України, що увійшли до кадастру "Торфовий фонд Української РСР" (1969). Зібрані в численних експедиціях матеріали узагальнені також у монографіях "Болота УРСР" (1969) та "Торфово-болотний фонд УРСР, його районування та використання" (1973). На протязі багатьох років Є.М. Брадiс розробляла і вдосконалювала схему класифікації болотної рослинності за еколого-ценотичним типом, де на першому щаблі поділу за багатством мінерального живлення встановлюються підтипи оліготрофних, мезотрофних та автотрофних боліт, а на другому щаблі за життєвими формами головних едифікаторів виявляються групи формацій. Справу вивчення боліт продовжили учні Є.М. Брадiс, **Л.С. Балашов**, **Т.Л. Андрієнко** та **І.М. Григора**.

В.О. Поварніцин досліджував ліси Закарпатської області. Північної Буковини та Українського Полісся. Він дав детальний опис типів лісів, їх будови, відновлення та встановив напрямки господарського використання, розвивав принципи класифікації лісів, розробив основні закономірності їх географічної мінливості. Перу В.О. Поварніцина належить монографія "Ліси Українського Полісся" (1959).

Суттєвий доробок в описи рослинності України вніс **Ф.О. Гринь**, талановитий флорист, знавець лісів та рослинності крейдяних відслонень. Він зробив класичні описи дубово-грабових лісів України, з'ясував їх структуру та походження.

В близькому плані букові ліси досліджував **М.І. Косець**, а соснові – **В.К. М'якушко**.

Рослинність гірського Криму на трьох рівнях її організації вивчав **Я.П. Дідух**.

Середина та друга половина ХХ ст. ознаменувалися розвитком широкого кола екологічних досліджень, у яких помітну роль відіграли й фітоценологи України.

Перший науковий центр екологічних досліджень був створений у 1930 році при Інституті зоології та ботаніки Харківського державного університету. **В.В. Стачинський**, який працював у цьому центрі на 10 років раніше від **В.М. Сукачова**, підійшов до ідеї біогеоценозу як функціональної єдності біоценозу та абіотичних факторів. Праця В.В. Стачинського "До розуміння біоценозу" (1933, цит. за: Ю.А. Злобін, 1998) є класичною в області вивчення зв'язків між організмами в фітоценозах.

В Україні відома школа **П.С. Погребняка**. Його фундаментальні праці стосуються галузей лісівництва, ґрунтознавства, лісової екології, палеогеографії, ландшафтознавства. П.С. Погребеняк розглядав лісові фітоценози з екосистемних позицій. Основна праця – "Основы лесной типологии" (1955). Праці П.С. Погребеняка, Ф.О. Гриня, І.Г. Підоплічка, С.М. Стойка, Д.В. Воробйова та багатьох інших у 1940-1980 роках отримали світове визнання.

Широко відомі дослідження штучних лісів України, виконані **О.Л. Бельгартом** (1971). **А.П. Травлєєв** є засновником учення про лісові підстилки та їх екологічну значущість, а також про генезис чорноземних ґрунтів.

Особливою оригінальністю відзначалися праці академіка **М.Г. Холодного**, який вивчав екологію залізобактерій і зробив значний внесок до концепції біогеохімічних циклів. Ним також були вперше знайдені фітогенні речовини в атмосфері та закладений фундамент нової науки алелопатії.

На сучасному етапі розвитку фітоценології в нашій країні особлива увага приділяється вивченню типології рослинності, антропогенних змін рослинних угруповань та питанням охорони рослинності. В Україні та за її межами широке визнання отримали праці в цій галузі академіків **М.А. Голубця**, **К.М. Ситника**, **Ю.Р. Шеляг-Сосонка**, а також професорів **С.М. Стойка**, **Ю.А. Злобіна** та **К.А. Малиновського**.

Ю.А. Злобін сформував оригінальний підхід до вивчення популяцій рослин, очолив школу фітоценологів у Сумах і на сьогодні є одним з найбільш відомих у країнах колишнього радянського простору теоретиком

з питань популяційного вивчення рослинності (Злобин, 1989, 1991, 1993, 1996; Злобин и др., 1996, Злобин, 1998).

Ю.Р. Шеляг-Сосонко, М.П. Жижин та інші вивчили стадії дигресії рекреаційних лісів зелених зон великих міст республіки, запропонували триступеневу шкалу їх оцінки, з'ясували тенденції антропогенних змін усіх типів рослинності та побудували перші узагальнюючі схеми їх сукцесій. Багато уваги було приділено вирішенню проблеми охорони рослинності у зв'язку з погіршенням її стану в умовах техногенного пресу. Під керівництвом Ю.Р. Шеляг-Сосонко було узагальнено результати отриманих матеріалів у вигляді серії монографій з цієї проблематики: "Охрана важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии и Молдавии" (1980); "Государственный заповедник "Дунайские плавни"" (1984), "Зеленая книга Украинской ССР"(1987) та ін.

Ю.Р. Шеляг-Сосонком, В.С. Осипчуком, В.С. Ткачиком та Т.Л. Андрієнко створено серію великомасштабних карт рослинності України і видано монографію "География растительного покрова Украины" (1982, цит. за: Ю.Р. Шеляг-Сосонко, 1991).

Досягнення класифікаційного напрямку полягають у завершенні продромусу детальної домінантної класифікації рослинності України, застосуванні Ю.Р. Шеляг-Сосонком та Я.П. Дідухом нових принципів класифікації рослинності на різних рівнях її організації ("Нові принципи побудови класифікації рослинності", 1990; "Продромус рослинності України", 1991). Суттєвий доробок вніс Ю.Р. Шеляг-Сосонко і в теорію фітоценотипів (Шеляг-Сосонко, 1969). Він довів існування двох принципово різних поглядів на семантику цього поняття, обґрунтував популяційне його розуміння, запропонував його дефініцію і з цих позицій розробив ієрархічну класифікацію фітоценотипів, тобто поклав початок популяційної фітоценології – нового напрямку, що вивчає роль популяцій в організації фітоценозів. Важливою для розвитку фітоценології є монографія "Методологія геоботаніки" (Шеляг-Сосонко, Крисаченко, Мовчан, 1991), а також теоретична стаття "Парадигма сучасної фітоценології" (Шеляг-Сосонко, 1989).

Особливої уваги заслуговують праці **В.А. Соломахи**, який зробив вагомий внесок у розвиток флористичного напрямку класифікації рослинності в Україні (Соломаха та ін., 1992, Соломаха, 1999).

І.М. Григора вивчає лісові болота України й розвиває новий напрямок фітоценології – лісове болотознавство. Він вперше виділив

стадії і фази генезису боліт, обґрунтував роль морфотектогенезу в процесах, що передували болотоутворенню, розробив класифікацію лісоболотної рослинності та її змін і вперше виділив прогностичні зміни. Автор праць "Ботаніко-географічні зони України", "Тропічна ботаніка" (цит. за: І.М. Григора, В.А. Соломаха, 2000).

Важливою подією на шляху розвитку теорії фітоценології було створення в 1965 р. у Львові відділу експериментальної екології і біоценології на чолі з відомим ботаніком К.А. Малиновським, з ініціативи якого були здійснені оригінальні дослідження лучних, чагарникових і лісових екосистем. Результати досліджень опубліковані у декількох монографіях: "Біологічна продуктивність лучних біогеоценозів субальпійського поясу Карпат", 1974, "Динамика ценопопуляцій травянистих растений", 1987, "Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат", 1993 та ін., в яких проаналізовані матеріали про просторову структуру і продуктивність різних типів рослинних угруповань регіону Карпат.

Після утворення у 1973 році Львівського відділення Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України обсяг комплексних екосистемних досліджень значно збільшився. У 1991 р. на основі цього відділення було створено Інститут екології Карпат НАН України на чолі з академіком М.А. Голубцем – автором понад 300 праць у галузях екології, геоботаніки, лісознавства й охорони довкілля. М.А. Голубець очолює напрямок комплексного біогеоценологічного дослідження первинних і вторинних екосистем та впливу на них антропогенних факторів.

Наукові інтереси М.С. Стойка – це охорона екосистем, принципи раціонального природокористування, типологія лісів, роботи в області екології ландшафтів та ін. Особливої уваги заслуговують праці ученого про раритетні фітоценози. Результати багаторічних досліджень узагальнені у колективній монографії "Раритетні фітоценози Західних регіонів України" (1998), у якій проаналізовано 233 рідкісні синтаксони в ранзі формацій, субформацій, асоціацій, обґрунтовано превентивні й безпосередні екологічні заходи щодо охорони раритетного фітоценофонду.

В.І. Комендар – фітоценолог, созолог, все життя присвятив вивченню структури та динаміки рослинності Карпат, особливо питанням охорони. Автор оригінальних праць, присвячених динаміці верхньої межі лісу й криволісся ("Форпосты горных лесов Карпат", 1962), невтомний

борець за збереження природи Карпат, особливо карпатських лісів, автор багатьох науково-популярних праць, які відіграють надзвичайно важливу роль у піднесенні екологічної освіченості населення ("Барвінок для майбутнього", 1999 та ін.).

На кафедрі ботаніки Ужгородського державного університету на початку 60-х років В.І. Комендаром було започатковано монографічне вивчення видів рослин як компонентів природних екосистем на популярційному рівні. Основними об'єктами досліджень є ефемероїди Карпат, але такими дослідженнями охоплено й інші життєві форми рослин, у цьому напрямку успішно працюють учні В.І. Комендара В.В. Крічфалушій, В.І. Сабадош, Г.М. Мезев-Крічфалушій, І.В. Бесеганич, Л.М. Фельбаба-Клушина, Г.Б. Будніков та ін.

РОЗДІЛ 3 ОСНОВИ ПОПУЛЯЦІЙНОЇ ФІТОЦЕНОЛОГІЇ

3.1. Популяція та ценопопуляція. Основні характеристики

Фітоценози складаються з популяцій різних видів рослин. Популяція в сучасному розумінні – це об'єднання генетично подібних організмів одного виду, обмін генами між якими більш імовірний, ніж між ними та організмами іншої сукупності, що також представляють популяцію (Миркин, 1986). "*Популяція – це реальна біологічна одиниця у формі якої існують види рослин, мікроорганізмів та тварин*" (Злобін, 1998, с. 95). Основними популяційними параметрами є такі:

- а) чисельність – загальна кількість особин, що входять до складу даної популяції;
- б) щільність – кількість особин, що припадає на одиницю площі;
- в) запас біомаси популяції;
- г) смертність – кількість особин, що відмирають у певний проміжок часу;
- д) ріст популяції – співвідношення народжуваності та смертності, що призводить до збільшення або зменшення чисельності особин у популяції.

У формуванні популяцій важливу роль відіграють два основні фактори: потік генів та відбір. Потік генів здійснюється у процесі розмноження при перенесенні пилку та насіння. Рослина, що розвинулась із насіння, називається генетою. Крім розмноження насінним шляхом, рослинам властивий вегетативний спосіб розмноження. Рослина, що виникла із вегетативної бруньки, є генетичною копією материнської особини і називається раметою. Іноді, внаслідок вегетативного розмноження, рослини утворюють клони-гнізда. Так, наприклад, пізньоцвіт осінній (*Colchicum autumnale* L.) утворює клони діаметром до 50 см, де налічується біля 20 особин, а костриця червона (*Festuca rubra* L.) може утворювати клони діаметром до 120 м.

Механізми ізоляції окремих популяцій бувають двох типів: територіальні та репродуктивні. У першому випадку межами між популяціями виступають такі бар'єри, як гірський хребет, річка, ліс та ін. В іншому випадку ізоляцією є неможливість схрещування між особинами різних популяцій. Наприклад, особини конюшини гірської (*Trifolium*

montanum L.) на південному та на північному схилах одного й того ж пагорба можуть належати до різних популяцій, оскільки на північному схилі цвітіння починається тоді, коли цвітіння на південному схилі вже закінчилося.

Гени можуть передаватися по ланцюжку на досить великі відстані, а оскільки середовище зростання видів на цьому шляху неоднорідне, то під впливом відбору у різних місцезростаннях виникають генетично розрізнені популяції чи раси. Розпізнати такі раси у природі дуже нелегко, тому фітоценологи для розгляду частини популяції у межах одного біоценозу використовують поняття ценопопуляція. Ценопопуляції розмежовуються умовно і, як і угруповання, утворюють свій ценопопуляційний континуум.

3.2. Періодизація великого життєвого циклу квіткових рослин. Типи популяцій за їх віковим складом

Будь-який вид рослин у фітоценозі, як правило представлений великою кількістю особин різного віку. Сукупність особин виду в конкретному фітоценозі складає його популяцію яку, як уже згадувалося, прийнято називати ценопопуляцією (Петровский, 1961; Корчагин, 1964, цит. за: Т.О. Работнов, 1978),

Фундаторами вчення про періодизацію онтогенезу квіткових рослин і вікову структуру ценопопуляцій по праву вважаються російські учені Т.О. Работнов та О.О. Уранов.

На кафедрі ботаніки УжНУ до цього часу вивчене онтогенез та вікову структуру ценопопуляцій понад 14 видів рослин: *Colchicum autumnale*, *Fritillaria meleagris*, *Crocus banaticus*, *Scilla kladnii*, *Galanthus nivalis*, *Filipendula denudata* та ін.

Співвідношення різних за віком особин виду у даному фітоценозі називають віковою структурою ценопопуляції.

У багаторічників, які розмножуються насінням, за основ виділення вікових груп прийнято розмежування життєвого цикл на чотири періоди і сім основних вікових станів (рис. 1).

I. Латентний.

1. Насіння (sm). У одного виду насінини можуть мати різний період спокою: від декількох тижнів до декількох років і більше.

II. Віргінільний.

2. Проростки (р) характеризуються наявністю зв'язку з насінною та зародкових структур.
3. Ювенільні (j) особини не мають зв'язку з насінною і відрізняються несформованістю морфоструктур, характерних для дорослих особин (інші форма листкової пластинки й тип наростання та галуження пагонів, більш проста коренева система).
4. Іматурні (im) особини характеризуються ознаками проміжного характеру. Вони мають складнішу будову пагону й кореневої системи, ніж ювенільні, але, разом з тим, ще й суттєво відрізняються від дорослих вегетативних особин комплексом якісних та кількісних ознак.
5. Віргінільні (v) або дорослі вегетативні особини характеризуються певним комплексом морфологічних ознак, характерних для генеративних особин, але вони не утворюють генеративних пагонів.

III. Генеративний.

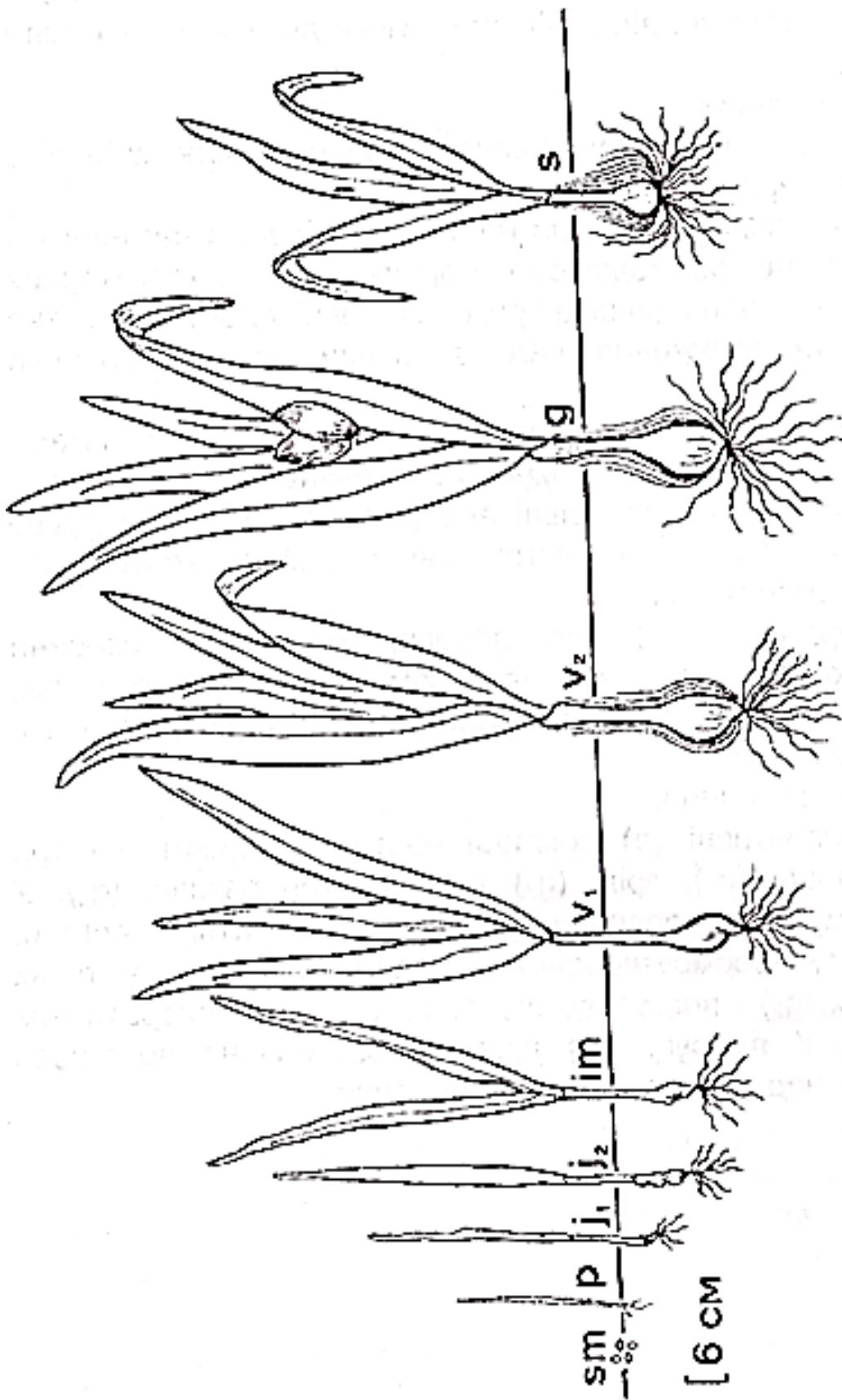
6. Генеративні (g) рослини часто розділяють на три підгрупи; молоді (g_1), зрілі (g_2) та старі генеративні (g_3). У генеративному стані рослини формують генеративні органи. Процеси росту і формоутворення досягають максимуму у зрілих генеративних (g_2) і поступово згасають у старих генеративних особин (g_3). У підгрупі (g_3) процеси відмирання поступово переважають над процесами новоутворення.

IV. Сенільний.

7. Сенільні особини у окремих біоморф (наприклад, у деяких геоефемероїдів) розділяють на підгрупи: субсенільні (ss), сенільні (s) та відмираючі (sc). Ці рослини відіграють в угрупованні незначну фітоценотичну роль. Для них характерна втрата здатності до розростання, галуження та розмноження (не утворюють генеративних органів). Іноді на певному етапі розвитку фітоценозу для деяких рослин створюються несприятливі умови існування, що спричинює перехід рослин до так званого квазисенільного стану, що являє собою імітацію сенільності (Смирнова, 1984). Біологічний зміст квазисенільності полягає в здатності рослин тривалий час існувати у пригніченому стані, задовольняючись мінімальною часткою ресурсів середовища.

В залежності від їх вікового складу розрізняють три типи ценопопуляцій:

- нормального типу – у віковому спектрі присутні молоді, дорослі та старіючі особини;
- старіючого типу – у ценопопуляції переважають старі особини, не відбувається нормального відновлення;
- інвазійного типу – ценопопуляція представлена тільки молодими рослинами.



Вікові стани особин пізньоцвіту осіннього: sm – насіння, J₁ – проростки, P – проростки, J₁ – ювенільні рослини першого-другого років життя, J₂ – ювенільні рослини третього-п'ятого років, im – іматурні рослини, V₁ – варгінільні рослини п'ятого-шостого років, V₂ – варгінільні рослини восьмого року й старші, G – генеративні рослини, S – сенильні рослини.

3.3. Чисельність та просторова структура ценопопуляцій

Важливою ознакою ценопопуляції є чисельність. За цією ознакою ценопопуляції поділяються на домінуючі та другорядні (Миркін, Розенберг, 1978). Межі між цими категоріями умовні. У більшості випадків зустрічаються полідомінуючі ценози, де основними будівельниками угруповання є 5-10 ценопопуляцій. Так, наприклад, полідомінуючі добре виражені на вторинних карпатських луках, де у травостой переважає декілька ценопопуляцій таких злаків, як костриця червона (*Festuca rubra* L.), тонконіг лучний (*Poa pratensis* L.), райграс високий (*Arrhenatherum elatius* (L.) O. et C. Presl), трясучка середня (*Briza media* L.), та різнотрав'я: королиця звичайна (*Leucanthemum vulgare* Lam.), волошка лучна (*Centaurea jacea* L.) та ін.

Характер розміщення особин у просторі може бути різним. Б.М. Міркін, й Г.С. Розенберг (1978) пропонують розрізнити три типи розміщення особин на площі фітоценозу:

- 1) випадкове, якщо відстань між особинами змінюється за законом випадкових чисел;
- 2) дифузне, або регулярне, якщо відстані більш чи менш однакові;
- 3) контагіозне, якщо особини розміщені групами.

Згідно з В.І. Василевичем (1983), розміщення виду з урахуванням положення ділянок, зайнятих ним у просторі, може бути декількох типів (рис. 2).

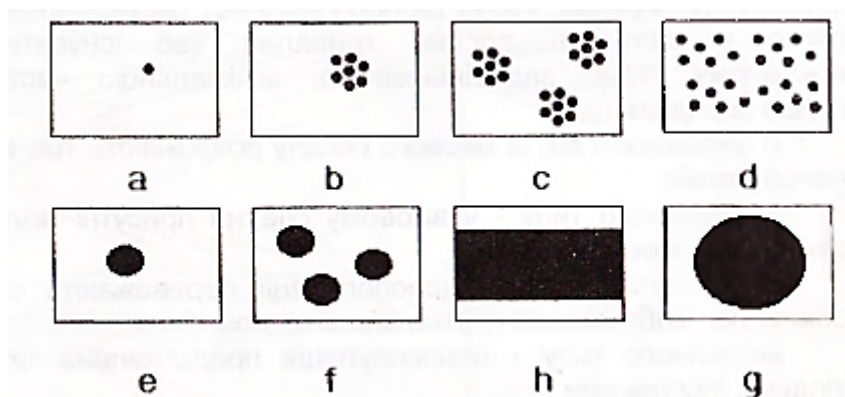


Рис. 2. Характер розміщення особин у фітоценозі (за В.І. Василевичем, 1983)
а - поодинокі (unis) у всьому фітоценозі; б - групою (gregatium), дифузно; с - групами (gregatiana) по всій площі; d - дифузно (diffuses) по всій площі; е - плямою (macula), злиною поодинокі на площі; f - плямами (coaiscens) по всьому фітоценозу; г - мікроценозами (microphytocenosus).

Розміщення виду на площі угруповання в значній мір залежить від репродуктивної стратегії та ступені вегетативно рухливості виду. У тому випадку, коли рослина розмножується насінням, яке добре розноситься по площі фітоценозу (вітром мурашками, тваринами і т.п.), то, очевидно, що особини будуть розміщуватися за законом випадкових чисел чи дифузно. Якщо насіння висівається близько до материнської особини, то можливе дифузне розміщення виду по площі. При переважанні вегетативного розмноження, завдяки малій вегетативній рухливості, коли дочірні особини залишаються близько біля материнської особини, розміщення виду в угрупованні буде мати плямистий характер.

Знову ж таки, особини розміщуються групами якщо переважає вегетативне розмноження і дочірні особини віддаляються від материнської на певну відстань (вегетативно рухливі), наприклад, конюшина повзуча (*Trifolium repens* L.).

Вивчаючи біологію розмноження пізньоцвіту осіннього в Карпатах, автори спостерігали чітку залежність просторової структури ценопопуляції від специфіки антропогенного впливу на місцезростання. Відзначимо, що згадана рослина належить до вегетативно малорухливих, і утворює в процесі вегетативного розмноження компактні клони чи гнізда діаметром до 50 см. Крім того, пізньоцвіт осінній добре розмножується насінням, утворюючи 300-500 повноцінних насінин на одну особину. Насіння міститься у коробочках, які розтріскуються тільки на половину і самостійно воно розсіюється слабо. Але завдяки наявності цукристого придатку арилоїду, насіння розноситься мурашками.

На сінокісних луках, де процес заготівлі сіна (після дозрівання плодів) сприяє розсіюванню насіння, ценопопуляції пізньоцвіту осіннього мають дифузну або дифузно-клонову структуру. На пасовищах, де насінне розмноження майже відсутнє через витоптування худобою генеративних пагонів, рослини розмножуються майже виключно вегетативно. По площі фітоценозу вид розміщується компактними клонами (плямами).

Характер розміщення особин виду у фітоценозі залежить від того, як давно рослина потрапила в угруповання, а також від мікрорельєфу фітоценозу.

3.4. Регуляція чисельності особин у ценопопуляціях

Для домінуючих ценопопуляцій із високою щільністю характерні два типи регуляції чисельності; смертність залежить від щільності; смертність не залежить від щільності.

У першому випадку на площі може зростати чітко визначена кількість дорослих особин: якщо є самосів, то він "чекає звільненого місця", а якщо до певного часу місце не звільняється, то самосів відмирає. Таке явище можна спостерігати, наприклад, у дубовому лісі. "Банк проростків" є резервом, який вступає в дію тільки при порушенні угруповання.

При регуляції чисельності другого типу кількість особин на одиницю площі майже не обмежена, а за рахунок пластичності рослини можуть зменшуватися у розмірах. Так, наприклад, у лободи (*Chenopodium album* L.) розмір рослин, в залежності від щільності, може зменшуватися у тисячу разів.

Для популяцій дводомних рослин важливою ознакою є статевий склад. Польський фітоценолог Й.Б. Фалінський (1980, цит. за: Б.М. Миркин, 1986) встановив, що у несприятливих умовах переважають чоловічі екземпляри тополі та верби, а у більш сприятливих – майже порівну, або переважають жіночі екземпляри.

Як відомо, у хвощів з однієї й тієї ж спори в залежності від умов, можуть розвиватися або чоловічі або жіночі особини.

Для більш детального ознайомлення з властивостями популяцій радимо читачеві звернутися до навчально-методичного посібника "Популяційна біологія рослин" (Крічфалушій, Мезев-Крічфалушій, 1994).

3.5. Екологічна ніша. Диференціація ніш

Концепція екологічної ніші виникла у працях американських зоологів на початку ХХ століття. Це була спроба охарактеризувати роль виду в угрупованні, визначити зв'язки між популяціями, угрупованням та даною екосистемою.

Ж. Гріннел (Grinnell, 1917) ввів термін "ніша" для позначення найменшої одиниці поширення виду. С. Елтон (Elton, 1960) дав визначення ніші як місця даного організму в біотичному середовищі в

аспекті його трофічних зв'язків та взаємодії з ворогами (цит. за: П. Джиллер, 1988).

Розробкою концепції екологічної ніші у фітоценології займались Е. Піанка (Pianka, 1981), Ю. Одум (1986), Г. Гаузе (Gause, 1934), Р. Уїттекер (Whittaker, 1975), Р. Макінтош (McIntosh, 1974), Т.О. Работнов (1972, 1974), Б.М. Міркін (1986), А.М. Гродзинський та ін.(1991). Екологічна ніша – це фундаментальне поняття сучасної екології, яке позначає місце популяції в угрупованні, сукупність умов, необхідних для її функціонування та відновлення (Гродзинский и др., 1991).

Як відомо, угруповання не є результатом коеволюції та взаємоприспосовування видів, як стверджували організмісти, тому що кожний з них має індивідуальні еколого-біологічні особливості та індивідуальну стратегію виживання. Всі види у фітоценозі розділені за багатьма градієнтами: просторовими, часовими, хімічними, фізичними та ін. Динаміка потреб видів-компонентів розвиненого фітоценозу у вологості та елементах мінерального живлення в значній мірі узгоджена. Результатом взаємовідносин рослин в угрупованні є диференціація ніш.

Диференціація ніш серед рослин відбувається за такими факторами:

- місце у просторі;
- відношення до світла (в угрупованнях рослини мають різну висоту, різне листорозміщення);
- глибина залягання кореневої системи;
- ритми цвітіння (у період цвітіння рослина потребує максимальної кількості ресурсів і розмикання піків максимальної потреби здатне у значній мірі знижувати конкуренцію в угрупованні);
- види запилювачів (якщо певну групу рослин запилюють одні і ті ж види комах, то зацвітання цих рослин буде неодноразовим, щоб комахи встигли відвідати ті й інші рослини);
- потреба в елементах мінерального живлення (бобові створюють нерівномірний розподіл азоту в ґрунті, що сприяє плямистому розміщенню видів злаків, які мають різні потреби в азоті);
- різне відношення рослин до коливань клімату;
- взаємовідносини між рослинами;
- інші численні фактори.

Процес диференціації ніш відповідає трьом принципам Г. Гаузе (Gause, 1934, цит. за: Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг, 1978):

1. Якщо два види у фітоценозі займають одну нішу, то один з них має зникнути.
2. Диференціація екологічних ніш знижує конкуренцію між видами.
3. В угрупованні існує система відносин диференційованих за нішами видових популяцій, причому процес посилення позитивних взаємодій відбувається швидше, ніж наростання конкуренції за умови середовища.

Диференціація ніш призводить до змін морфології, фізіології та феноритміки видів. Екологічні ніші можуть перекриватися, але їх центри завжди диференційовані Р. Уїттекер називав цей процес пакуванням ніш.

Слідом за Ж. Хатчінсоном (Hutchinson, 1958, цит. за: П. Джиллер, 1988) у фітоценології розрізняють два стани видової ніші: **фундаментальну** та **реалізовану**. Фундаментальна ніша – це той фізичний простір, а також ті ресурси, які популяція може захопити при відсутності конкуренції, а реалізована ніша - це частина фундаментальної ніші, яка може бути зайнята при наявності конкуренції. Реалізована ніша менша, ніж фундаментальна, або ж вони близькі за розмірами. Різниця між об'ємами ніш цих двох типів є одним з параметрів при оцінці стратегії рослин.

У природі зустрічається багато прикладів різниці між фундаментальною та реалізованою нішами. Так, наприклад, за даними Т.О. Работнова, якщо декілька років вносити добрива на ділянку природної луки, то її видовий склад різко збідниться. З травостою випадуть види, які у природі властиві бідним ґрунтам (пахуча трава – *Anthoxanthum odoratum* L., трясучка середня – *Briza media* L. та ін.). Якщо ці види висіяти у чистому вигляді, то вони позитивно реагують на добрива. Справа в тому, що фундаментальна ніша пахучої трави та трясучки середньо включає багаті ґрунти, а реалізована – тільки бідні, там, де вони можуть краще реалізувати свої переваги по утилізації ресурсів при їх дефіциті в угрупованні.

У культурних рослин, якщо вони повторно здичавіли реалізована ніша в природних угрупованнях близька до нуля. А види рослин настільки сильні, що вони можуть утримувати весь об'єм фундаментальної ніші при будь-якому натиску з боку сусідів. Це рослини груп К (віоленти) та S (екотопічні пацієнти (розділ 3.7)). Є також види, які зовсім не здатні утримувати свою нішу при наявності інших претендентів на життєвий простір, і це види групи R (експлеренти) (див. підрозділ 3.7).

3.6. Фітоценотипи та домінанти

Ценотипи – це групи видів рослин зі схожою зміною їх ценотичної значущості в залежності від умов зростання або особливостей їх життєвого циклу (Работнов, 1978).

Вчені застосовували різні поняття і терміни для характеристики ролі окремих видів у рослинних угрупованнях. Наприклад, шведські фітоценологи ввели поняття про домінанти (від "*domine*" – "переважати"), тобто про види, які переважають у кожному ярусі угруповання. Кількість ярусів у такому випадку показує, скільки видів-домінантів є у даному фітоценозі.

Американські фітоценологи вважали домінантами переважаючі види тільки головного ярусу фітоценозу.

У радянській фітоценологічній школі було прийнято називати домінантами ті види, які переважають в угрупованні незалежно від розчленування його на яруси. Якщо, наприклад, угруповання має два яруси, але перший дуже розріджений, то домінантом буде тільки переважаючий вид другого ярусу. Ті домінанти, які визначають специфічне середовище всього угруповання, за пропозицією Г.І. Поплавської (1924) та В.М. Сукачова (1928) (цит. за: П.Д. Ярошенко, 1961), називають едифікаторами (будівельниками). Класифікація фітоценотичних типів рослин наводиться у книзі В.М. Сукачова "Растительные сообщества" (1928).

Едифікатори (наприклад, дерева) не обов'язково мають переважати за кількістю, але повинні визначати структуру та специфічні умови середовища всередині угруповання. Навіть поодиноке дерево на відкритій місцевості в межах його фітогенного поля відіграє роль едифікатора для рослин, що зростають навколо нього. У змішаних буково-ялинових лісах нижнього гірського поясу Українських Карпат є два едифікатори: бук лісовий (*Fagus sylvatica* L.) та ялина європейська (*Picea abies* (L.) Karst.). У ялиновому лісі ялина є єдиним едифікатором та домінантом.

Види, які не є домінантами в угрупованні, за В.М. Сукачовим (1928) називаються асектаторами.

Едифікатори поділяються на аутохтонні чи природні та дигресивні (пов'язані з порушенням рослинності людиною). Вони схожі з віолентами (К) за системою фітоценотипів Грайма-Раменського (див. розділ 3.7).

Аутохтонні едифікатори є будівельниками у самотніх умовах на окремих місцезростаннях без впливу людини та тварин. Дигресивні едифікатори – це рослини, які стають едифікаторами тоді, коли рослинний покрив змінюється під впливом людини чи тварин, а до антропогенного впливу в угрупованні вони залишаються асектаторами.

Асектатори – це рослини, які є співучасниками у побудові угруповання, але самі вони мало впливають на створення фітосередовища. Аутохтонні асектатори – це рослини, що входять до складу самотнього покриву. За відношенням до едифікаторів, вони поділяються на едифікаторофіли та едифікаторофоби.

Едифікаторофіли зростають серед густих заростей і не потерпають від їх впливу, а інколи навіть не можуть існувати без нього. Едифікатори, за особливостями фенологічного ритму, поділяються на:

- а) ранньовесняні,
- б) пізньовесняні,
- в) літні.

Едифікаторофоби – рослини, які уникають густих заростей едифікаторів і, як правило, зростають на галявинах. Вони також поділяються на ранньовесняні, пізньовесняні та літні.

До групи асектаторів входять також рослини, які випадково потрапили в угруповання і природно не властиві даній асоціації. Вони можуть бути занесені людиною або тваринами.

3.7. Еколого-фітоценотичні стратегії (ЕФС)

Сукупність пристосувань, які забезпечують виду можливість зростати разом з іншими організмами і займати певне положення у відповідних біоценозах, називається стратегією життя (Работнов, 1975).

Блискуче висвітлення питання про типи ЕФС знаходимо у працях Л.Г. Раменського, опублікованих ще у 30-х роках. Він писав про три фітоценотичні типи рослин, які назвав віолентами, патієнтами та експлерентами і порівняв їх з левами, верблюдами та шакалами. Через 40 років у Великобританії побачила світ монографія Дж. Грайма (Grime, 1978) "Стратегії рослин та процеси у рослинності". Для розуміння типів стратегій багато зробили такі вчені, як Е. Піанка (Pianka, 1970), Р. Уїттекер (Whittaker, 1975) та деякі інші. Б.М. Міркін (1985) доповнив і ускладнив

систему Раменського-Грайма і виділив п'ять типів стратегій, які наводимо нижче.

К-віоленти – цей тип стратегій проявляється в умовах, коли середовище досить стабільне, сприятливе і не піддається порушенням. У залежності від умов середовища віоленти ростуть краще або гірше, але ніяких особливих пристосувань до перенесення несприятливого періоду у них немає. Прикладами віолентів можуть бути дуб та ялина. Ці рослини "впевнені у завтрашньому дні", їх насіння поширюється тваринами. Разом з тим вони не пристосовані до стресів, оскільки їх насінна продуктивність невисока, і рослини не утворюють банку насіння в ґрунті.

S-екотопічні патієнти – здебільшого – багаторічники, пристосовані до несприятливих умов існування. Це рослини тундр, високогір'їв, солончаків. Їм властивий особливий тип "скаредної економіки" та уміння вирішувати свої проблеми за рахунок мінімальної кількості ресурсів. Наприклад, рослини сухих місцезростань мають ряд пристосувань: товста оболонка чи кутикула, восковий наліт, опушення, а також ароматичні речовини, які обволікають рослину особливою атмосферою, насиченою парами ефірних масел, і, цим самим, зменшують випаровування. Нарешті, абсолютно приголомшливий за ефективністю варіант фотосинтезу, що характерний кактусам – кислий метаболізм. Вуглекислий газ накопичується вночі, а вдень, коли з'являється необхідна для фотосинтезу сонячна енергія, рослина продукує органічні речовини за рахунок цих запасів вуглекислоти. Продихи залишаються закритими. Як правило, S-екотопічним патієнтам (кактуси, молочаї) властиві колючки та гіркий смак, тому вони мало поїдаються тваринами.

S-фітоценотичні патієнти. Це види, які входять до складу зімкнених угруповань і можуть зростати при значному затіненні (копитняк – *Asarum europaeum* L., маренка – *Asperula propinqua* Robed), або при інших варіантах біотичного стресу. У них є особливі фізіологічні та біохімічні пристосування для організації "скаредної економіки". До фітоценотичних патієнтів можна віднести, наприклад вересові кущики, що зростають на бідних, кислих і холодних ґрунтах сфагнових боліт.

R-справжні експлеренти. Їм властива висока енергія насінного розмноження (інколи і вегетативного). Це бур'ян рослини узбіч, доріг. Насіння цих рослин здебільшого поширюється вітром і вони здатні формувати у ґрунті "банк насіння". Завдяки неодноразовому проростанню і тривалому періоду схожості насіння експлеренти можуть чекати

несприятливих для них умов у фітоценозі багато років. До цієї групи відносяться культурні рослини, яким не властиві здатність до диференціації ніш.

R-несправжні або фітоценотичні експлеренти – це види які, на відміну від справжніх експлерентів-"бродяг", постійно присутні в угрупованнях, але часто знаходяться у стані спокою дають спалах розвитку тільки тоді, коли раптово послаблюються фітоценотичні відносини. Це, наприклад, весняні ефемероїди та рослини-однорічники пустель.

3.7.1. Вторинні типи стратегій

Дж. Грайм вважав, що у природі майже не існує "чистих типів стратегій, а частіше зустрічаються вторинні типи, які є перехідними між двома або навіть трьома типами: KR, KS, RS та KRS. Суть системи оцінки стратегій життя добре ілюструє рис. 3.

Основні типи стратегій відповідають кутам "трикутника стратегій", між якими розміщуються проміжні типи. У такому випадку всі лучні трав'янисті рослини, такі, наприклад, як костриця (*Festuca pratensis* Huds.), родовик лікарський (*Sanguisorba officinalis* L.), потрапляють у групу KRS, оскільки мають певні "здібності" до конкуренції та стійкості до засухи втрачаючи листя або й всю надземну частину. їм також властива висока насінна продуктивність.

Крім існування вторинних типів, будь-який вид має досить широку норму реакції на зміни умов, тому один вид може по-різному проявляти свої властивості у різних популяціях. Наприклад, сосна звичайна (*Pinus sylvestris* L.) в умовах оптимуму – це, безумовно, вид K, але на сфагновому болоті разом з вересовими кущиками, сосна набуває карликових форм: висота стовбура 30-40 см, а хвоя стає короткою. Тут вона виступає у ролі типового пацієнту S.

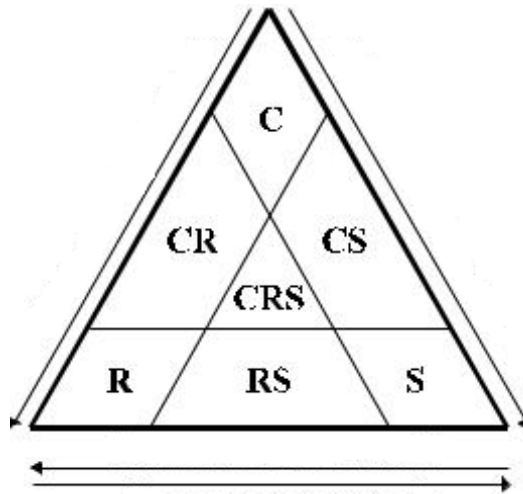


Рис. 3. Трикутник стратегій Дж. Грайма.

Умовні позначення:

C – конкуренти (К-віоленти)

R – пацієнти або рудерали

S – експлеренти (стрес-стійкі організми).

Поєднання букв означає різні варіанти вторинних (проміжних) стратегій.

Стратегія життя є не стільки властивістю виду взагалі, скільки властивістю конкретних популяцій. Як відмічає Ю.А. Злобін (1998), існує чимало випадків, коли популяції одного й того ж виду реалізують різні стратегії. Так, очерет (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) в плавнях поводить себе як типовий К-стратег (віолент), але його популяції на засолених ґрунтах реалізують вже S-стратегію. Низовинно-передгірні популяції пізньоцвіту осіннього за комплексом диференціальних ознак проявляють себе як пацієнти ектопічні. Домінуюча інтегральна властивість цієї групи популяцій – це толерантність, яка проявляється у повільному проходженні великого життєвого циклу особин, неглибокому омолодженні вегетативного потомства, невисокій щільності популяцій, низькій вегетативній продуктивності. Популяції гірського поясу, поруч з ознаками пацієнтів ектопічних, в незначній мірі набувають ознак несправжніх експлерентів, що проявляється у прискореному проходженні життєвого циклу, глибокому омолодженні вегетативних особин, високій насінній та вегетативній продуктивності, високій щільності популяцій та ін. (Фельбаба-Клушина, 1995).

РОЗДІЛ 4

ВІДНОСИНИ РОСЛИН У ФІТОЦЕНОЗАХ

Між рослинами в угрупованнях існує широкий спектр взаємодій: від несприятливих до позитивних. Більшість фітоценологів та екологів, включаючи Р. Уїттекера й Т.О. Работнова, у співіснуванні популяцій вбачають, перш за все боротьбу чи конкуренцію. Фітоценози, у більшості випадків, складаються з ценопопуляцій багатьох видів рослин. Тому кожна окрема ценопопуляція зазнає з боку інших ценопопуляцій у фітоценозі сумарного конкурентного тиску. Цей ефект називають дифузною конкуренцією (Злобін, 1998).

Для видів, де у "стратегічній тріаді" переважає властивість "К" або "S", конкуренція, як спосіб "існування" між рослинами, ніякої ролі не відіграє (Миркин, 1986). Для "силовиків" просто немає підходящого партнера, а стійкі стрес-толеранти обмежуються такими бідними умовами, на які майже ніхто не претендує. Але, якщо в "тріаді" є істотна частка властивості R, то конкуренція відіграє важливу роль.

Крім конкуренції між рослинами існують такі типи відносин (Миркин, 1986):

1. Однобічне середовищеутворення – вплив віолента-дерева на патієнта-траву, коли дерево перехоплює основну частину світла і створює умови неповного освітлення під пологом лісу. Трав'янисті рослини при цьому суттєво не впливають на дерево. Така форма взаємодії між організмами, коли один пригнічує іншого, а сам не відчуває його негативного впливу, називається аменсалізмом.
2. Прямі відносини типу механічних (проривання кореневищами підземних органів іншого, взаємний тиск) та біохімічних. До біохімічних взаємодій відносяться паразитизм та напівпаразитизм. Паразитизм – це форма відносин між організмами, при якій один з партнерів використовує іншого, Рослини-паразити не здатні до фотосинтезу і повністю залежать від метаболізму рослини-господаря. До паразитів належать представники родів вовчкових (*Orobanchaceae* L.) та повитицевих (*Cuscutaceae* L.), тобто бур'яни. Напівпаразитизм – це явище, коли експлуатуючі рослини зберігають здатність до фотосинтезу і використовують неспецифічні пластичні речовини рослини-господаря. Будь-який напівпаразит може вступати у відносини з десятками господарів. Напівпаразити родини ранникових (*Scrophulariaceae* L.), наприклад, з роду дзвінець

(*Rhinanthus* L.) завдають значної шкоди лучним угрупованням, знижуючи їх врожайність, причому самі накопичують дуже мало якісної фітомасу.

3. Алелопатія. Про це явище взаємодії між рослинами знав ще античний вчений Пліній; навколо грецького горіха не ростуть ніякі інші види. Сучасними дослідниками було доказано, що радіус його негативного впливу становить близько 16 м. Алелопатія – взаємний вплив рослин, що входять до складу фітоценозу і зумовлений виділеннями у навколишнє середовище фізіологічно активних речовин.

Дж. Хорборн (1984) (цит. за: Б.М. Миркин, 1986) у монографії "Биохимическая экология" наводить цікавий приклад алелопатичної взаємодії рослин. Насіння паразитних рослин проростає лише тоді, коли на нього впливають кореневі виділення рослин-господарів. У багатьох випадках вдалося синтезувати аналоги таких виділень. Спровоковане цими речовинами насіння, наприклад – вовчка (*Orobancha* L.), проростає, а проростки, не знайшовши поруч кореня рослини- господаря, гинуть.

РОЗДІЛ 5

СКЛАД ТА СТРУКТУРА ФІТОЦЕНОЗІВ

Склад фітоценозів характеризується видовим різноманіттям та різними спектрами, які відображають співвідношення систематичних, біоморфологічних, географічних та інших груп видів. Склад фітоценозів протиставляється структурі фітоценозів, яка відображає кількісне співвідношення видів у просторі. Отже, структура фітоценозів (синморфологія) – це просторове взаєморозміщення елементів фітоценозів популяцій, окремих особин або їх частин.

Розрізняють горизонтальну та вертикальну структуру фітоценозів. Елементами вертикальної структури є ярусність, горизонтальної – мозаїчність. Крім того, розрізняють функціональні елементи структури фітоценозів, тобто підсистеми, організовані фітоценотичними відносинами.

В літературі існує більше тридцяти термінів ДЛІ позначення різних елементів рослинного покриву, більше частина яких наведена О.О. Корчагіним (1976), В.С. Іпатовим та Л.О. Кириковою (1997). Б.М. Міркін та Г.С. Розенберг (1978) звертають увагу на два основні елементи фітоценозу – синузії та консорції, які ми розглянемо у наступних підрозділах.

5.1. Видовий склад фітоценозів

Видовий склад фітоценозу – це сукупність видів, які входять до фітоценозу. За П.Д. Ярошенком (1969), кількість видів на одиниці площі вважається видовою насиченістю фітоценозу. Видовий склад розглядається незалежно від рясності одного чи іншого виду або площі, яку він займає. З цим пов'язана уява про ступінь вірності окремих видів даному типу угруповання.

На основі видового складу фітоценозу можна охарактеризувати у географічному, історико-генетичному та екологічному відношеннях. Саме тому дуже важливою є повнота списків рослин при складанні описів рослинності. Й. Браун-Бланке запропонував методи виявлення так званих характерних груп видів, які можуть бути виділені тільки на основ співставлення великої кількості описів основних типів фітоценозів

достатньо великого регіону. Поняття про вірність видів, тобто про ступінь їх приуроченості до окремих типів фітоценозів, ввів також Браун-Бланке.

Він розрізняв 5 типів вірності:

- **вірні** види (бал 5), виключно або майже виключно пов'язані з окремим типом фітоценозу;
- **постійні** чи достатньо вірні види (бал 4), які надають перевагу окремим типам фітоценозів, а в інших угрупованнях зустрічаються рідше, в меншій кількості;
- **прихильні** види, що оптимально розвиваються в окремому типі фітоценозу (бал 3), але зустрічаються досить часто у багатьох угрупованнях;
- **індиферентні** види (бал 2) без вираженого зв'язку з яким-небудь типом рослинних угруповань;
- **невластиві** види (бал 1) зустрічаються зрідка, здебільшого занесені або релікти.

Характерними вважаються види, що відносяться до перших трьох градацій, тобто вірні, постійні та прихильні види.

Крім характерних, автор виділяє **диференційні види**. Це види, які дозволяють встановити відмінності угруповань, а також виділяти дрібні синтаксони всередині якого-небудь типу угруповань.

Видовий склад фітоценозу формується шляхом занесення діаспор рослин ззовні та можливістю їх проростання на ділянці конкретного фітоценозу. Діаспори можуть заноситися вітром (анемохорія), тваринами (зоохорія), водою (гідрохорія) та людиною (антропохорія).

У формуванні видового складу фітоценозів важливу роль відіграє діяльність людини; створення антропоценозів шляхом посіву, насадження рослин, часто з інших регіонів.

Велике значення для видового складу фітоценозів мають умови, що заважають занесенню діаспор ззовні. Це гірські хребти, моря, океани, а також сама рослинність. Наприклад, бар'єром для проникнення діаспор рослин на лісові галявини є ліс.

Значення має і те, як довго існує фітоценоз, як довго він поповнюється діаспорами.

Далеко не всі рослини, діаспори яких потрапляють у даний фітоценоз, можуть прижитися у ньому.

Відбувається відбір видів, здатних зростати в умовах даного екоотопу (**екотопічний відбір**) разом з іншими рослинами та організмами, що

населяють біоценоз (**ценобіотичний відбір**). Згідно з Т.О. Работновим (1978), це явище називається **біотопічним добором**. Таким чином, фітоценози – це результат тривалого підбору видів рослин, що знаходяться у взаємовідносинах як між собою, так і з іншими біокомпонентами, пристосованих до спільного зростання в конкретних умовах середовища, а у багатьох випадках – і до різноманітних впливів людини.

Завдяки тривалому періоду добору видів у природі існують фітоценози з досить стійкою організацією. У схожих умовах утворилися фітоценози, що мають подібний склад і структуру і здатні відновлюватися після порушення.

Видовий склад фітоценозу змінюється в різних межах у залежності від типу фітоценозу і характеризується показниками видової різноманітності.

Слідом за Р. Уїттекером (1986) у сучасній фітоценології розрізняють три категорії видового різноманіття: альфа, бета і гамма - відповідно різноманіття видів в угрупованнях, екосистемах та у межах ландшафтів.

Альфа-різноманітність – показник кількості та кількісного співвідношення видів у фітоценозі. Найпростішою характеристикою альфа-різноманітності є видова насиченість.

На альфа-різноманітність фітоценозу впливають такі основні фактори (Миркин, 1986):

1. Екологічний об'єм місцезростання даного угруповання (або величина гіперпростору екологічних ніш). Не завжди з покращенням умов зростання, тобто із збільшенням гіперпростору, видова різноманітність угруповань зростає. Кількість ценопопуляцій, які ділять ресурси середовища залежить від того, яка стратегія видів, що співіснують в угрупованні. Звідси впливає наступний фактор.
2. Стратегічний спектр складових елементів фітоценозу Видова різноманітність угруповання тим вища, чим більш рівномірна віолентність рослин в угрупованні.
3. Абсолютний вік угруповання, тобто тривалість його перебування у непорушеному стані. Порівнюючи рослинність подібних територій, які підлягали та не підлягали зледенінню Р. Уїттекер наводив переконливі приклади більшого видового різноманіття останніх.

Ці три фактори можуть посилювати чи послаблювати один одного, тому прогнозувати стан альфа-різноманіття угруповання дуже важко.

Серед рослинних угруповань світу найбагатшими у видовому відношенні є тропічні дощові ліси (гілеї), де зосереджено майже 50% світового генофонду рослин. Так, наприклад, в лісах Амазонії зосереджено близько 10% світового фітогенофонду. На Україні високою альфа-різноманітністю характеризуються степи та дубові ліси. За даними Ю.Р. Шеляг-Сосонка (1974), видова насиченість діброви ліщиново-ялицевої (*Quercetum coryloso-aegoropodiosum*) у лісостеповій зоні досягає 241 виду.

Різноманітність рослинних угруповань ландшафту називається бета-різноманітністю. Для її оцінки використовують результати класифікації.

Кількість різних асоціацій, що зустрічаються у даному регіоні, є його бета-різноманітністю.

Бета-різноманітність зумовлена екологічною неоднорідністю ландшафту, поєднанням на обмеженій території місцезростань з різним режимом зволоження, засолення та ін. Так, наприклад, висока бета-різноманітність регіону Карпат зумовлена, насамперед, вертикальним розподілом рослинності по поясах.

Гамма-різноманітність – це загальна різноманітність рослинності, що складається з альфа- й бета-різноманітності, тобто, насиченість угруповань видами та багатство ландшафту угрупованнями (Гродзинский и др., 1991). Практично, це добуток середнього числа видів в угрупованні на число типів угруповань, а з цієї причини, одна і та ж гамма-різноманітність досягається різними шляхами (Миркин, 1986), тобто може бути порівняно небагато угруповань, бідних видами. Таким чином, видова різноманітність регіону є наслідком диференціації (або упакування) екологічних ніш двох порядків: ніш ценопопуляцій всередині угруповань та розподілу по різних угрупованнях, які сформувалися у різних місцезростаннях.

Загальною тенденцією еволюції рослинності є підвищення щільності ценопопуляцій в угрупованні та популяцій у рослинності.

5.2. Ярусність

Ярусність – це елемент вертикальної структури фітоценозу, який проявляється у тому випадку, коли угруповання утворено рослинами з контрастними за висотою, життєвими формами та візуально виділяється неоднорідність вертикального розподілу фітомаси (Миркин, Розенберг, 1983).

Розчленування фітоценозів на яруси вперше було описано А. Кернером (Kerner, 1863, цит. за: Т.А. Работнов, 1978).

Подальший розвиток вчення про ярусність розвинув Гульт (Hult, 1881: там же), який на основі спостережень проведених у Північній Фінляндії, запропонував виділити у лісах сім ярусів в залежності від висоти компонентів фітоценозу:

- 1) верхній деревний – вище 6 м;
- 2) нижній деревний – нижче 6 м;
- 3) підлісок – до 2 м;
- 4) верхній трав'янистий – до 80 см;
- 5) середній трав'янистий – до 30 см;
- 6) нижній трав'янистий – до 10 см;
- 7) надґрунтовий – до 3 см (мохи, лишайники).

Згідно з Т.О. Работновим (1978), під ярусами слід розуміти відмежовані один від одного горизонти фітоценозу, до яких приурочена основна маса асимілюючих органів рослин.]

Особливо чітко ярусність виражена у лісах помірної зони, утворених рослинами, які належать до різних життєвих форм; дерев, кущів, кущиків та трав, мохів та лишайників.

Тут, як правило, можна виділити чотири яруси: деревний, кущовий, трав'янистий або трав'янисто-кущиковий, моховий або мохово-лишайниковий. За даними Ю.Р. Шеляг-Сосонка (1974), на території України (Полісся, Поділля) поширені дубові ліси, де перший ярус чітко відмежований від інших ярусів представлений дубом звичайним (*Quercus robur* L.) зрідка з домішкою ясеня звичайного (*Fraxinus excelsior* L.). Нижче розташовуються поодинокі дерева граба звичайного (*Carpinus betulus* L.), липи серцелистої (*Tilia cordata*) та інших видів. Метрично вони відповідають другому ярусові, який, як структурна одиниця, не формується.

Крім ярусу деревостану, у дубових лісах добре розвинений підлісок або кущовий ярус, утворений крушиною ламкою (*Frangula alnus* Mill.) з

домішкою горобини звичайної (*Sorbus aucuparia* L.), ожини звичайної (*Rubus caesius* L.) та ін.

Трав'янисто-чагарниковоий ярус сформований такими рослинами: молінія голуба (*Molinia coerulea* (L.) Moench), чорниця (*Vaccinium myrtillus* L.), вербозілпя звичайне (*Lysimachia vulgaris* L.), безщитник жіночий (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth.) та ін.

Моховий ярус утворений переважно *Polytrichum commune* Hedw., *Dicranum rugosum* Hedw. В залежності від того, якими життєвими формами представлений ярус, він на протязі року може залишатися незмінним або зазнавати певних змін.

За тривалістю існування розрізняють декілька типів ярусів (Работнов, 1978):

- 1) яруси, стійкі за сезонами та роками (деревний ярус з шпилькових дерев, а також вічнозелених кущиків, мохів, лишайників);
- 2) яруси, що існують круглодобово, але змінюються за сезонами (яруси із листопадних дерев, кущів та чагарників);
- 3) яруси, утворені трав'янистими рослинами, що вегетують протягом всього вегетаційного сезону або протягом більшої його частини;
- 4) ефемерні яруси, що існують протягом короткого періоду вегетаційного сезону (утворені ефемерами та ефемероїдами);
- 5) яруси, що формуються тільки в окремі роки (наприклад, ярус однорічних трав у пустелях, що розвивається лише після атмосферних опадів, які спостерігаються один раз у 2-5 років);
- 6) яруси, що повторно формуються протягом вегетаційного сезону в зв'язку з відчуженням надземних органів (наприклад, скошування).

У деяких типах фітоценозів (більшість трав'янистих фітоценозів) ярусність зовсім відсутня або недостатньо виражена (рис. 4, 5). Але це така ж важлива ознака фітоценозу, як і чітке розчленування на яруси.

Вертикальний розподіл органів рослин у фітоценозах

Загальновізнаним є те, що ярусне розчленування фітоценозів – результат добору видів, здатних зростати спільно, використовуючи різні горизонти середовища, в тому числі і горизонти з послабленою інтенсивністю світла через перехоплювання його високорослими рослинами. Ярусне розчленування веде до більш повного використання надземного середовища рослинами, що входять до складу фітоценозу.

Об'єм використовуваного рослиною середовищ визначається висотою її надземних органів. Цей об'єм варіює від декількох міліметрів (накипні лишайники) до 80 м (у лісах дугласії та секвойї на Тихоокеанському узбережжі США). Він може бути однорідним у межах всього фітоценозу, а може змінюватися у горизонтальному напрямку. Трав'яний фітоценозам властиві зміни об'єму, який використовується рослинами; збільшення його з початком вегетації аж до досягнення періоду кульмінації формування травостою наступним його зменшенням, а також зміни з року в рік.

Для лучних травостоїв, утворених видами з переважанням видовжених пагонів, характерна концентрації основної маси надземних органів у горизонтах 0-50 чи 0-60 см при достатньо рівномірному розподілі її у межах цього шару та і наступним швидким зменшенням її доверху.

У травостоях, утворених рослинами з приземним листорозміщенням, основна маса надземних органів приурочена до горизонтів 0-10 та 0-20 см. Загальний об'єм надземних органів у лучних ценозах складає не більше 4,5 дм на 1 м² поверхні. Максимальна заповненість об'єму надземного середовища органами рослин приурочена до нижніх горизонтів не перевищує 0,5-1%.

Об'єм використовуваного ґрунтового середовищі визначається глибиною укорінення рослин, що складають фітоценоз.

Для складу підземної частини фітоценозів характерні зниження маси органів рослин зверху вниз. Це виявлено лісових, лучних, степових та пустельних угрупованнях. На рис. 4 показаний надземний і підземний розподіл рослинної маси частинах біловусових асоціаціях Карпат.

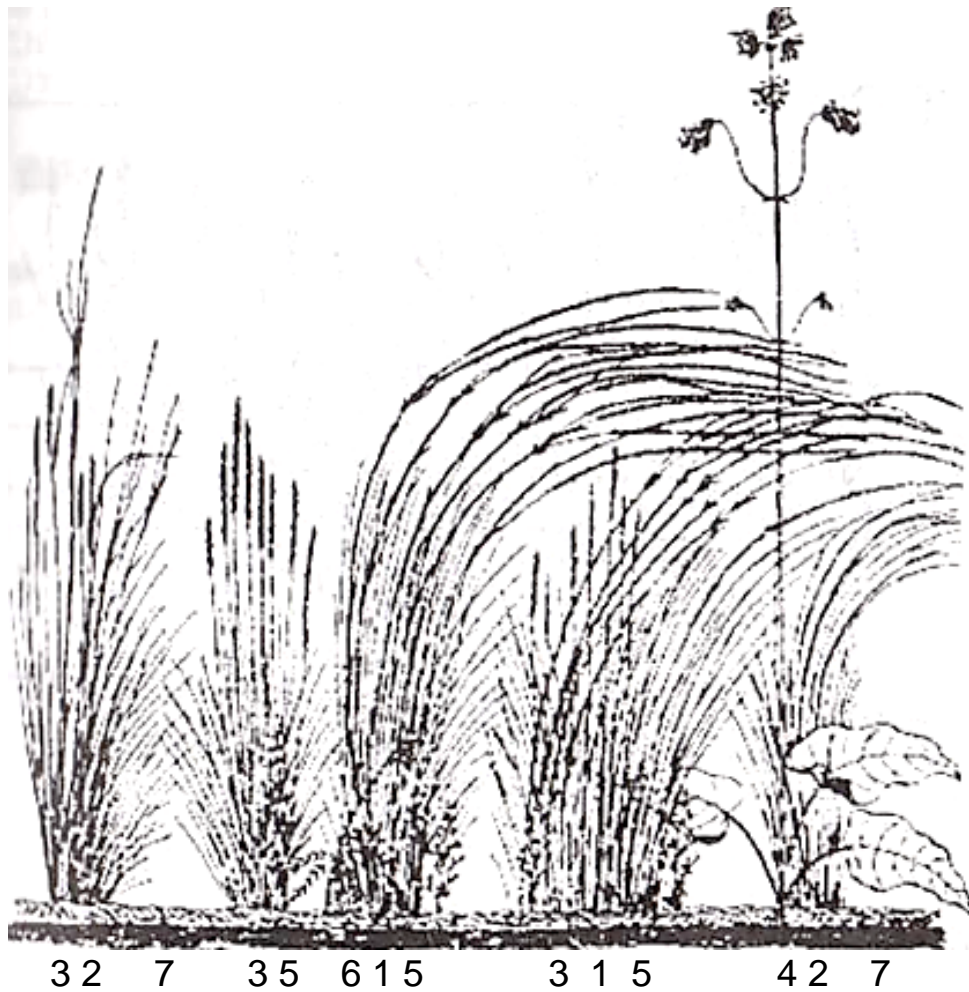


Рис. 4. Вертикальна структура травостою степу (за Є.М. Лавренком, 2000)

1. - *Stipa lessingiana*.
2. - *S. capillata*.
3. - *Koeleria gracilis*.
4. - *Salvia nutans*.
5. - *Artemisia austriaca*.
6. - *Astragalus pallescens*.
7. - сухой покрив.

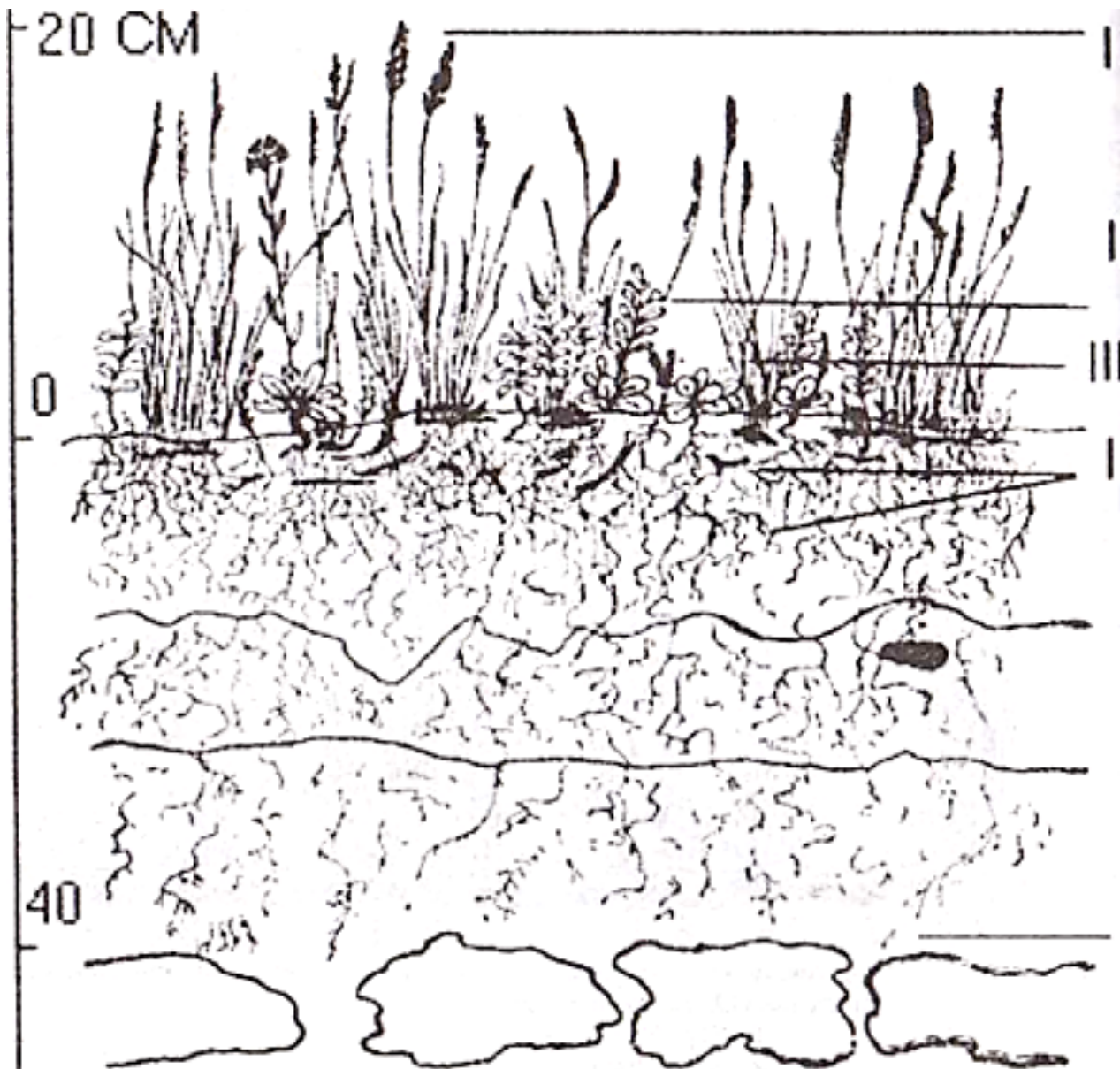


Рис. 5. Вертикальний розподіл органів рослин у стиснутобіловусовій асоціації (*Nardetum strictae*) (за В.І. Комендаром і М.Ю. Лучкевич, 1984)

- I. – *Nardus stricta* L.
- II. – *Vaccinium myrtillus* L.
- III. – *Polytrichum* sp.

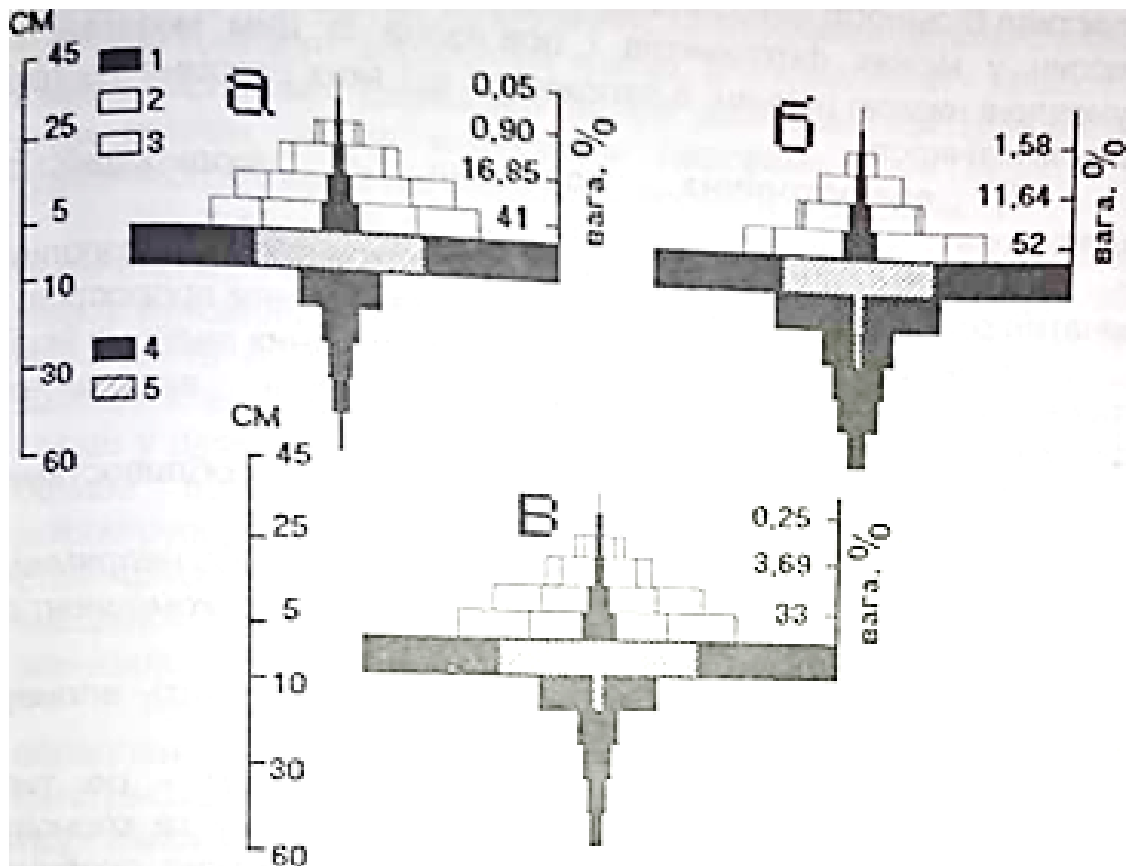


Рис. 6. Розподіл рослинної маси в надземній і підземній частинах біловусових асоціацій Карпат (за К.А. Малиновським, 1959):

а – чистий біловусник на висоті 1200 м н.р.м.

б – арніковий біловусник

в – чорничний біловусник.

1. - стебла,

2. - листки,

3. - корені.

4. - кореневища

Об'єм підземних органів у найбільш насиченому корінням шарі ґрунту на луках складає 3 - 5 % від об'єму ґрунту (Работнов, 1978). Для характеристики вертикального розчленування фітоценозів велике значення мають відмінності у зімкнутості надземної та підземної частин фітоценозів. Наприклад, рідколісся відрізняється від типового лісу тим, що деревостан незімкнений, а кореневі системи знаходяться у тісному контакті.

5.3. Мозаїчність

Неоднорідність горизонтального складу чи мозаїчність властива більшості фітоценозів. Нерівномірність розподілу видів рослин у межах фітоценозів і пов'язана із цим мозаїчність зумовлені низкою причин, в залежності від яких розрізняють такі типи мозаїчності:

- 1) **едафотопічна**, пов'язана з неоднорідністю едафотопу;
- 2) **епізодична**, зумовлена випадковістю у розподілі зачатків рослин, а також неоднаковим приживанням проростків;
- 3) **ценобіотична**, викликана впливом одних видів на інші, головним чином через зміни середовища, включаючи формування нано-мікрорельєфу;
- 4) **клонова**, що виникає у зв'язку із особливостям вегетативного розмноження деяких видів;
- 5) **зоогенна**, причина якої – безпосередній або непрямий, тобто внаслідок зміни середовища вплив зоокомпонентів ценозів;
- 6) **антропогенна**, що виникла в результаті впливу людини на фітоценози.

Фітогенна мозаїчність (за Т.О. Работновим) – це тип мозаїчності, що включає епізодичну, ценобіотичну та клонову форми, пов'язаної в першу чергу з тим, що кожна особина змінює умови зростання для рослин, які знаходяться поблизу, що призводить до утворення "ценокомірок" чи груп видів здатних зростати поруч.

Виникнення мозаїчності, пов'язане з різним впливом рослин на середовище, добре виражене у лісах, оскільки дерев через довговічність та значні розміри у більшій мірі змінюють середовище, ніж трав'янисті рослини.

Найкраще мозаїчність виражена у змішаних лісах наприклад, хвойно-широколистяних, де присутність різних видів дерев та кущів створює велику різноманітність умов для зростання рослин нижніх ярусів. Вивчаючи хвойні широколистяні ліси, Н.В. Диліс (1969) встановив, що у сонячні дні червня під ялиною освітленість була у 1.5 разів, а температур на 0.2-0.6 °С нижчою, ніж під липою. Під крону ялини проникає в 2.0-2.5 рази менше атмосферних опадів, ніж під крону дуба, берези, тополі.

Під ялиновим деревостаном формується ґрунт зі слабо розвиненим гумусним і добре вираженим підзолистим горизонтом, тоді як під тополевыми та дубовими деревостанами гумусний горизонт виражений

краще, а опідзолений – гірше. Під широколистяними деревами добре розвиваються неморальні види рослин, а під ялиновими деревами вони відсутні. У трав'янистому ярусі переважають бореальні рослини.

На думку Н.В. Диліса (1969), у лісах з добре вираженою мозаїчністю потрібно виділяти **основні** типи парцел або мікрогруповань, які займають переважну частину фітоценозу і визначають його зовнішній вигляд, та **доповнюючі** типи, які займають відносно невеликі площі, часто у вигляді плям. Такі плями у деяких фітоценозах займають в середньому 30-40% та більше від загальної площі. Виділяють також **корінні** мікрогруповання (парцели), які характеризують непорушений стан фітоценозу, та **похідні** мікрогруповання, які виникли внаслідок порушень, викликаних діяльністю людини чи зовнішніми причинами (Работнов, 1978).

Трав'янисті рослини в меншій мірі впливають на середовище, ніж дерева, а тому і мозаїчність у трав'янистих фітоценозах виражена не так чітко. Фітогенна мозаїчність у трав'янистих фітоценозах краще проявляється при груповому розподілі особин одного виду. На луках мозаїчність часто спричинюють лисохвіст лучний (*Alopecurus pratensis* L.), герань лучна (*Geranium pratense* L.), стоколос безостий (*Bromus inermis* L.).

Прикладом клонової мозаїчності є карпатські луки, де зустрічається пізньоцвіт осінній. Внаслідок вегетативного розмноження рослини утворюють щільні клони діаметром 20-40 см. Особливо чітко мозаїчність виражена на пасовищах, де рослини розмножуються майже виключно вегетативно. Потужні клони пізньоцвіту (який, до речі, не поїдається тваринами) створюють чіткий контраст аж до початку липня. Мозаїчність тимчасово зникає, коли рослини знаходяться у стані відносного літнього спокою, а восени під час цвітіння квітки забарвлюють клони у рожево-бузковий колір.

Характерною ознакою мозаїчності багатьох фітоценозів є динамічність, тобто зміна у часі одних мікрогруповань іншими.

Вивчаючи фітоценотичні особливості лучних угруповань Барабинського лісостепу, К.А. Куркін (1969) (цит. за: Т.А. Работнов, 1978) відмітив, що часто після засухи види-едифікатори (наприклад, *Festuca rubra* L.) зберігаються тільки плямами, а на всій іншій площі формуються нові ценози без участі едифікатора, і, таким чином, рослинний покрив, раніш однорідний, стає мозаїчно-плямистим.

Важливе значення у виникненні мозаїчності маю тварини; землерийки, комахи, копитні. Наприклад, мозаїчність спричинюють мурашники, які існують певний час, а потім поступово зникають.

Згідно П. Джиллера (1988), траводні тварини збільшують видову різноманітність фітоценозів, порушуючи процес сукцесії шляхом створення мікропросторової мозаїки серійних стадій розвитку ценозу.

Мозаїчність потрібно відрізнити від **комплексності**. Структурні елементи мозаїки тісно пов'язані сукцесійними змінами. Так, наприклад, вирубування дерев у саду дає початок цілій серії змін у трав'янистому покриві: одні мікрогрупування замінюються іншими внаслідок зміни світлового та гідрологічного режимів. Крім того, всередині мікрогрупування можуть відбуватись мікроеволюційні процеси, тобто пристосування певних рас одна до одної. Отже, мозаїчність – це наявність горизонтального розчленування всередині одного угруповання. Комплексність – це форма неоднорідності рослинного покриву, викликана екологічними причинами, коли неоднорідності носять характер комплексів (територіальні одиниці рослинності) (Миркин, Розенберг, 1983). Є.М. Лавренко (1952) вважав, що комплексність – це явище, при якому невеликі ділянки різних угруповань перекриваються.

Мозаїчність та комплексність тісно пов'язані. Часто антропогенна мозаїчність (неоднорідність фітоценозу, викликана характером використання рослинності людиною або домашніми тваринами) при посиленому впливі легко переходить в комплексність, оскільки характер рослинності змінюється не тільки під впливом прямого використання, але й під впливом зміни екоотопу (виникнення рекреаційних стежок та ін.).

5.4. Синузійність

Синузія – просторово та екологічно відокремлена частина фітоценозу, один з ценоелементів, який відображає внутрішньоценотичну асоційованість (Миркин, Розенберг, 1983). Термін "синузія" належить Е. Рюбелю, а розробка цього поняття належить Х. Гамсу (Gams, 1918, цит. за: П.Д. Ярошенко, 1961)

Х. Гамс виділяв три категорії синузій:

- 1) **синузія першого порядку** – сукупність особин одного виду, що належать до одного угруповання, як, наприклад, ценопопуляція;

- 2) **синузія другого порядку** – сукупність особин різних видів, але однієї життєвої форми, також у межах одного угруповання;
- 3) **синузія третього порядку** – сукупність особин різних життєвих форм. При цьому до синузій третього порядку Х. Гамс відносив як фітоценози в цілому, так і окремі його структурні елементи, наприклад – ярус, якщо він сформований різними життєвими формами. Синузії третього порядку відповідає і мікрофітоценоз (мікроугруповання), якщо він включає різні життєві форми. Згодом Х. Гамс, Т. Ліпмаа та Ж. Дю-Ріє уточнили і дещо звузили поняття синузії, вилучивши з нього частину синузій третього порядку.

Синузіями вважались такі структурні одиниці всередині угруповань, які об'єднують рослини однієї життєвої форми, у такому розумінні синузія відповідає ярусу (якщо він утворений однією або близькими життєвими формами), частині ярусу або групі позаярусних епіфітів чи ліан всередині угруповання.

В.М. Сукачов (1957) вкладав у поняття "синузія" як екологічний, так і структурний зміст і не обмежував його тільки межами ярусу або епіфітної рослинності. За В.М. Сукачовим синузії – це структурні частини фітоценозів, які характеризуються певним видовим складом, певним екологічним характером видів, їх складових та просторовою (або у часі) відокремленістю, а, відповідно, й особливим фітоценотичним середовищем, створеним рослинами даної синузії. Обов'язковою ознакою синузії є її просторова вираженість та наявність внутрішнього середовища.

В.М. Сукачов виділяв сезонні та просторові синузії.

Сезонні синузії існують у сезонному циклі тільки певну частину вегетаційного періоду. Наприклад, синузії ефемерів у пустелях (костянець зонтичний – *Holosteum umbellatum* L.), ефемероїдів у лісах (шафран – *Crocus banaticus* J.Gay, підсніжник – *Galanthus nivalis* L., зубниця бульбиста – *Dentaria bulbifera* (L.). Grantz. та залозизста *D. glandulosa* Waldst. et Kit.).

Просторові синузії В.М. Сукачова відповідають синузіям другого порядку Х. Гамса та синузіям Т. Ліпмаа. В основу методу синузій Ліпмаа покладено поняття самостійності та незалежності синузій. У природі спостерігається поєднання синузії трав'янистого ярусу з різними синузіями деревостану. Згідно Т. Ліпмаа, фітоценози – це комбінації елементарних синузій ("одноярусних асоціацій"), а абстрактні типи

фітоценозів (асоціації) – це комбінації типів синузій. Т. Ліпмаа (цит. за: Т.А. Работнов, 1978) вважав, що розроблений ним метод синузій забезпечує більш поглиблене вивчення фітоценозів і, водночас не суперечить положенню, що основною одиницею фітоценозу є асоціація.

Б.М. Міркін та Г.С. Розенберг (1983) розрізняють **основні (едифікаторні)** синузії, що визначають основні риси фітосередовища певних фітоценозів, та **другорядні** синузії. Наприклад, у ялиновому лісі ялина утворює едифікаторну синузю, а мохи і лишайники – другорядні синузії.

Б.Н. Норин (1966) та Х.Х. Трасс (1970) (цит. за: Т.А. Работнов, 1978) виділяють такі типи синузій, які тісно пов'язані з іншими типами, та порівняно самостійні і залежать від умов екотопу. Наприклад, синузія надґрунтових лишайників у багатьох регіонах пов'язана з сосновими лісами, а синузія з брусниці та чорниці – з лісами, утвореними багатьма видами дерев.

5.5. Аспектність, рясність, проективне покриття

На фітоценозах відображаються сезонні зміни, які викликаються зміною фенологічних фаз у рослин – компонентів. Це призводить до формування різних аспектів. Аспект фітоценозу – це його зовнішній вигляд. Зміни аспектів найбільш помітні при чергуванні вологих і сухих або теплих і холодних сезонів. Чітко простежується зміна сезонних аспектів при цвітінні лучних трав, де протягом вегетаційного періоду можна виділити до 10 аспективних видів (тих, що утворюють аспект). Аспекти називають за кольором аспективних видів. Наприклад, золотисто-жовтий аспект адоніса, білий – королиці, жовтий – кульбаби, коричневий – сухих пагонів осоки та ін.

Завдяки неспівпадінню ритмів розвитку рослин у фітоценозі може існувати значно більша кількість видів, ніж у випадку одночасного їх проходження.

Ступінь участі виду в аспекті називається фізіономічністю. У багатьох випадках найбільша фізіономічність властива виду в період масового цвітіння. Але представники деяких біоморф, особливо дерева і кущі, характеризуються високою фізіономічністю майже постійно.

Рясність і проективне покриття.

Якісне вираження чисельності особин у фітоценозі називають рясністю. Для оцінки рясності розроблено декілька шкал (Хржановським та ін., 1986), які наводимо нижче. Оцінка проективного покриття за Л.Г. Раменським (1938) наведена на с.106.

Шкали рясності виду у фітоценозі за різними авторами

Бали	Тенслі 1926	Браун-Бланке		Хансон 1930	Друде 1880
		1928	1951		
1	Рідко	Дуже розсіяно	г – надзвичайно рідко з дуже незначним покриттям + – рідко з незначним покриттям 1 – рясно, але з незначним покриттям або досить рідко, але з значним покриттям	Дуже рідко	So
2	Випадково	Розсіяно	2 – дуже багато або з покриттям не менше 1/20 площі	Рідко	Sp
3	Часто	Небагато	3 – покриття $\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ площі	Нечасто	Сор1
4	Рясно	Багато	4 – покриття $\frac{1}{2}$ - $\frac{3}{4}$ площі	Часто	Сор2
5	Дуже рясно	Дуже багато	5 – покриття більше $\frac{3}{4}$ площі	Рясно	Сор3- Soc

Крім рясності у характеристиці фітоценозів важлива роль належить проективному покриттю, тобто проекції рослин на поверхню ґрунту. Цей показник дозволяє робити висновки як про загальну зімкнутість рослинного покриву, так і про дольову участь видів.

Розрізняють загальне проективне покриття ґрунту всіма рослинами, ярусне покриття рослинами одного виду, індивідуальне покриття однією особою і, так зване, справжнє покриття - суму горизонтальних проекцій основ пагонів біля поверхні ґрунту. Покриття може виражатися у відсотках на одиницю площі або в балах (за певною шкалою). З цією метою Л.Г. Раменський запропонував нескладне пристосування – рамку з сіткою, яка розділяє площу рамки на прямокутники певної величини, і вилку для обмеження аналізуючої площі. Покриття для деревних ярусів найбільш точно визначається при розгляд лісу на аерофотознімках.

5.6. Консорції

У фітоценозах, крім загальновідомих ланцюгів живлення, виділяють поєднання різнорідних організмів, тісно пов'язаних між собою процесами

життєдіяльності. Такі "поєднання різнорідних організмів" були названі В.Н. Беклемишевим (1951) та Л.Г. Раменським (1952) (цит. за: Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг, 1978) консорціями.

"Консорція – це основна комірка трансформації енергії в екосистемі, включаючи окрему особину або популяцію автотрофної рослини та популяцій видів, пов'язаних з нею трофічно та топічно (види-консументи, редуценти, паразити, напівпаразити, епіфіти та ін.)." (цит. за: Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг, 1983, с. 47).

Консорції складаються з центрального ядра (детермінанта), утвореного ценопопуляцією автотрофного неепіфітного виду рослин (тобто сукупністю його особин у межах конкретного фітоценозу), та пов'язаних з ним трофічно або топічно організмів.

Згідно з В.В. Мазингом (1966, цит. за: Т.А. Работнов, 1978) організми, що пов'язані трофічно та топічно з детермінантом консорції (консорті), утворюють ряд концентрів. До першого концентру входять консорти, безпосередньо пов'язані з детермінантом консорції (автотрофом). Вони можуть бути пов'язані тільки трофічно (тварини-фітофаги), трофічно та топічно (паразитні рослини, симбіонти) або тільки топічно (епіфіти). Консорти отримують від детермінанта енергію та речовини (фітофаги та фітопаразити), тільки речовини (напівпаразити) або енергію та речовини, крім азоту (азотофіксуючі консорти). До складу консортів першого концентру входять **біотрофи** (організми, які використовують живі органи автотрофних рослин), **сапротрофи** (використовують відмерлі органи) та **еккрісотрофи** (використовують виділення живих рослин).

До групи біотрофних консортів належать тварини-фітофаги, фітопаразити (гриби, бактерії, актиноміцети, квіткові рослини) та симбіонти. Сапротрофи представлені тваринами-сапротрофами (комахи, дощові черви), грибами, бактеріями, актиноміцетами. Наприклад, дощові черви мають значний непрямий вплив на зелені рослини, підвищуючи пористість ґрунту, створюючи сприятливі умови для мінералізації органічної речовини аеробними мікроорганізмами. З еккрісотрофів найважливіше значення мають бактерії, актиноміцети, гриби та водорості. Їх основна роль – детоксикація кореневих виділень та метаболітів сапротрофів.

До другого концентру належать організми, які живуть за рахунок видів першого концентру (наприклад, комахи-хижаки, які живуть за

рахунок фітофагів). Наступний третій концентр – це той, що об'єднує види, які живуть за рахунок організмів другого концентру (паразити, хижаки).

Перехід на наступний трофічний рівень призводить до того, що загальна маса організмів та їх енергія різко знижується від концентру до концентру.

До складу будь-якої консорції, крім детермінанта, може входити різна кількість видів. В.В. Мазинг (1966) (цит. за: Т.А. Работнов, 1978) встановив, що до складу консорції берези повислої (*Betula pendula* L.) входить 91 паразитних та 36 мікоризоутворюючих видів грибів, 46 видів епіфітних лишайників, 7 видів епіфітних печіночників та 16 видів епіфітних листяних мохів, 8 видів кліщів, 574 види комах, 8 видів птахів, 9 видів ссавців – всього 803 види, не враховуючи водоростей, бактерій та актиноміцетів. Така велика кількість консортів пов'язана з тим, що автотрофні рослини утворюють гетерогенну систему, яка забезпечує можливість існування багатьох видів організмів.

Консортивну організацію ценопопуляції щавлю альпійського (*Rumex alpinum* L.) у Карпатах вивчали К.А. Малиновський з співавторами (1982), та Й.В. Царик (1987). Й.В. Цариком (1993) запропонована ієрархічна схема консортивної організації даного біогеоценозу (рис. 7).

Автор виділяє консорції едифікаторної популяції щавля альпійського, субедифікаторних та асектаторних рослин. Він відмічає, що у первинних біогеоценозах, вільних від антропогенного впливу, структура консорцій повночленна, її складають організми трьох концентрів. Взаємозв'язки між організмами мають адаптивний характер. Відчуження надземної фітомаси консортами-фітофагами досягає 20% і не спричинює негативного впливу на структуру та динаміку ценопопуляції автотрофних організмів (рослин). Разом з тим активність консортів сапрофагів висока, що призводить до інтенсивного розкладу рослинних решток.

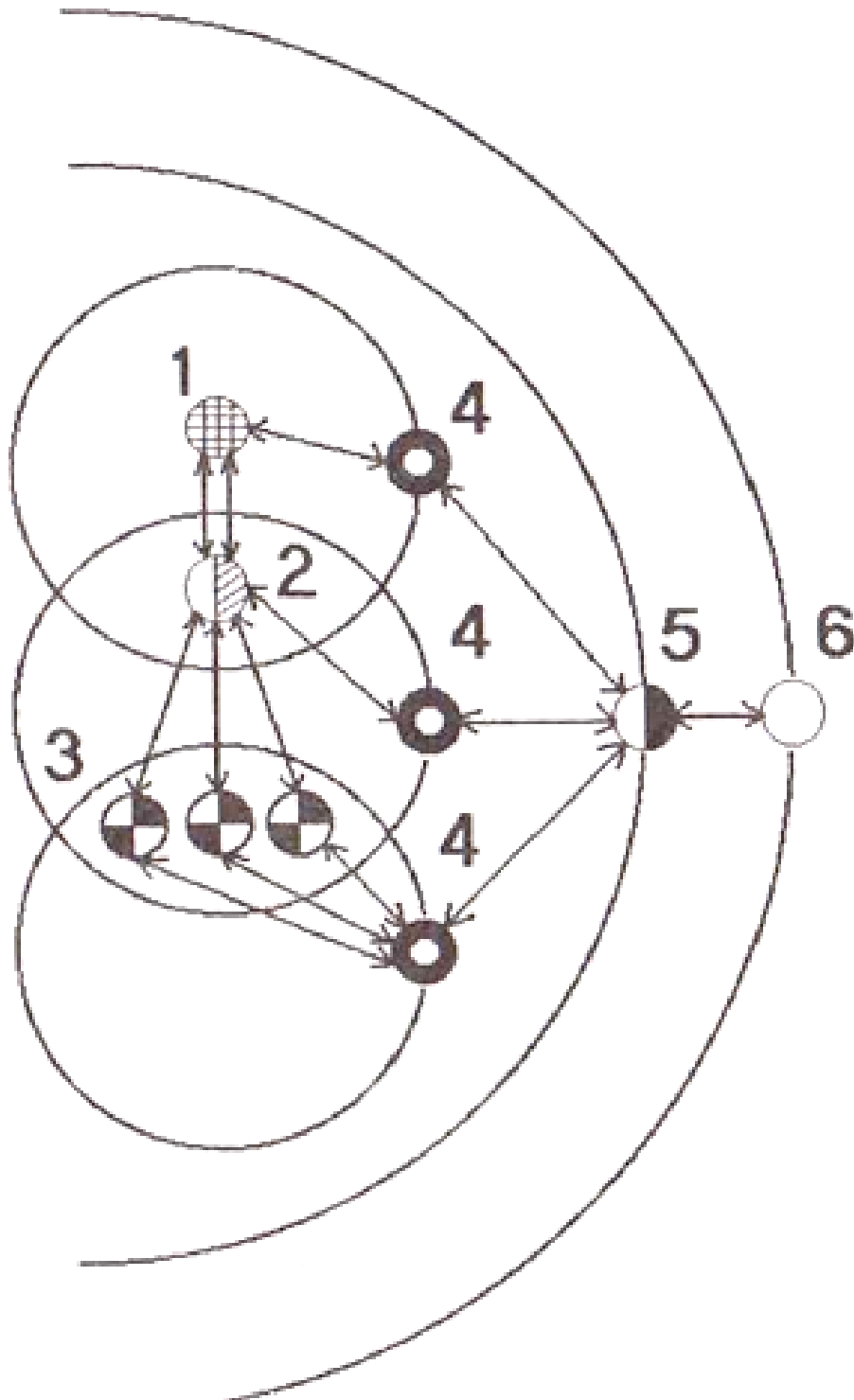


Рис. 7. Консортивна організація фітоценозу:

1. – едифікаторні види рослин;
2. – субедифікаторні види рослин;
3. – асектаторні види рослин;
4. – консорти першого концентру;
5. – консорти другого концентру;
6. – консорти третього концентру.

Внаслідок антропогенного впливу, який супроводжується зміною рослинності, відбувається деградація едифікаторної популяції. Наприклад, у Карпатах на місцезростаннях ялини поселяється чорниця і формується короткочасне вторинне (серійне) угруповання – чорничник зеленомоховий (*Myrtilletum hylocomiosum*). Консортивна структура такого угруповання стає неповночленною за рахунок розриву раніше сформованих зв'язків між консортами першого, другого та третього концентрів і проникнення нових консортів. Зростає активність консортів-фітофагів. Відчуження фітомаси едифікаторної популяції (чорниці) досягає більше 30%, що викликає пригнічення особин та часткове їх відмирання. Місце чорниці поступово займає костриця червона і формується нова едифікаторна консорція. Кінцевою стадією цього процесу є формування біловусника, у якому відбувається стабілізація консортивної структури. Відчуження консортами фітомаси помірно і не впливає на популяційні процеси.

Як зазначає Й.В. Царик (1993), заповідання території супроводжується активізацією діяльності консортів-фітофагів, відчужена ними кількість фітомаси збільшується від помірної (16-20) у кінцевій стадії дигресії до надмірної (30%) у першій стадії демутації (див. підрозділ 6.3.3.2). Поява особин едифікатора первинного типу рослинності сприяє стабілізації структури консорцій. З вищесказаного зрозуміло, що без вивчення консортивних зв'язків між організмами неможливо розробляти принципи охорони окремих видів рослин, рослинних угруповань, а також їх зоокомпонентів.

Важливою рисою консорцій є не тільки зв'язок консортів з центральним ядром, але й спільність їх еволюційної долі та взаємоприспосовування в процесі еволюції.

РОЗДІЛ 6

ЗМІНИ ФІТОЦЕНОЗІВ У ЧАСІ

Фітоценози постійно змінюються у часі, тому що й структура та функції пристосовуються до добових, сезонних різнорічних змін умов середовища. Т.О. Работнов (1978) Б.М. Міркін та Л.Г. Наумова (1998) називають ці явища циклічними змінами рослинних угруповань.

6.1. Добові та сезонні зміни фітоценозів

Добові зміни відіграють порівняно незначну роль в житті угруповань і проявляються, здебільшого, у зміні їх архітектоніки за рахунок рухів листків, суцвіть та ін. У багатьох видів рослин існують певні добові ритми цвітіння, що зумовлює їх біологічну ізоляцію, знижує конкуренцію за комах-запилувачів: одні рослини розкривають квітки у першій, а інші – у другій половині дня.

Особливі зміни відбуваються в угрупованнях річкового планктону: вдень захищаючись від прямих сонячних променів рослини розміщуються у товщі води, а по мірі зниження освітленості – ввечері та вранці – концентруються у верхньому шарі води.

Більш важливе значення для наземних фітоценозів має сезонна мінливість навколишнього середовища, яка викликала відповідні зміни в угрупованнях.

Сезонна форма динаміки фітоценозів – це адаптивні реакції на зміни стану екотопу та тваринного населення фітоценозу. Особливістю таких процесів є зворотність.

Розглянемо, чим зумовлені сезонні зміни фітоценозів.

До складу рослинних угруповань входять групи видів з різними циклами сезонного розвитку, що є причиною багаторазової зміни зовнішнього вигляду угруповань протягом сезону. Ця особливість фітоценозів добре виражена в широколистяних лісах, де до розпускання листків на деревах, надземний покрив складається з ефемероїдів. Для лук і степу характерна неодноразовість зацвітання рослин. Наприклад, у заповіднику "Стрілецький степ", що зберіг залишки барвистих північних лучних степів на чорноземах, по чергово зацвітають сон-трава (*Pulsatilla nigricans* Storck.) з фіолетовими квітками, горицвіт весняний (*Adonis vernalis* L.) – з жовтими, шавлія лучна (*Salvia pratensis* L.) – з синіми,

королиця звичайна (*Leucanthemum vulgare* Lam.) – з білими квітками. Таким чином, зацвітаючи почергово, ценопопуляції знижують конкуренцію за комах-запилювачів і рівномірно використовують ресурси середовища. Фенологічні зміни – важлива ознака, яка є проявом адаптації до клімату та ґрунтових умов.

Вивчення сезонної ритміки фітоценозів важливе при організації сінокісного та пасовищного господарства. Відомо, що накопичення поживних речовин у рослин тісно пов'язане з циклами сезонного розвитку. До моменту цвітіння у рослин відмічається найвищий вміст протеїну – важливого елементу корму тварин. В період плодоношення поживні речовини концентруються в насінні, а листки та стебла грубіють, їх поживна цінність знижується. Саме тому визначення оптимального строку першої сіножаті проводиться з урахуванням сезонної ритміки рослин, що за масою переважають в угрупованні.

Зміна сезонного стану фітоценозів у період посухи та високих температур особливо виражена у саванах. Аналогічні зміни відбуваються у "напівсаванах" Середньої Азії, де весною формується зімкнутий трав'янистий покрив з ефемероїдів, головним чином – з осоки роздільної (*Carex divisa* Huds.) та тонконогу бульбистого (*Poa bulbosa* L.), а під час посухи ефемероїди переходять у стан сезонного спокою. Вегетацію продовжують тільки деякі посухо- та жаростійкі види рослин. Тобто, за сезонами змінюється кількість видів, що знаходяться у стані спокою (сезонні зміни спектрів життєвих форм).

Навіть у тропічних дощових лісах, де умови зростання (тривалість дня, температура, зволоження) залишаються майже незмінними протягом року, прослідковується періодичність у життєдіяльності окремих видів. П. Річардс (1961), відмічає, що у тропічних лісах більшість видів є вічнозеленими тому, що листки в них ніколи не опадають повністю і багато з них цвіте майже цілий рік. Не зважаючи на це, багато видів мають періоди "спокою" та видимої активності.

За І.В. Борисовою (1972), розрізняють такі основні феноритмотипи, тобто типи рослин, що відрізняються за строками проходження фенологічних фаз:

I. Триваловегетуючі:

1) Вічнозелені (листки функціонують більше року).

- 2) Літньо-зимньюзелені (на протязі сезону відбувається зміна листків, але зимують рослини під снігом із зеленими листками, здатними до життєдіяльності, коли настануть теплі дні).
 - 3) Літньо-зимньюзелені з короткочасним періодом осіннього спокою.
 - 4) Осінньо-зимово-веснянозелені з короткочасним періодом літнього спокою.
 - 5) Весняно-літньо-осінньюзелені з періодом зимового спокою.
- II. Коротковегетуючі:
- 6) Весняно-осінньюзелені з періодом літнього та зимового спокою.
 - 7) Весняно-ранньолітньюзелені з періодом літньо-осінньо-зимового спокою (геміефемероїди).
 - 8) Літньо-осінньюзелені з періодом зимово-весняного напівспокою.
- III. Ефемерні:
- 9) Веснянозелені з періодом літньо-осінньо-зимового спокою (справжні ефемери та ефемероїди)
 - 10) Літньюзелені з періодом осінньо-зимово-весняного спокою.

Т.О. Работнов запропонував виділяти три групи рослин, що розрізняються між собою за сезонною стійкістю у визначенні структури фітоценозів:

- 1) рослини, що мають незмінні надземні органи, включаючи листки та утвори, що їх замінюють, – вічнозелені дерева, кущі, кущики, а також мохи та лишайники. Структура ярусів, утворених рослинами цієї групи, залишається еталоном протягом року або змінюється дуже мало;
- 2) рослини, що мають сезонно стійкі системи осьових органів, у яких різко змінюється наявність листків – листопадні дерева, кущі, кущики. Такі види круглий рік приймають участь у визначенні структури ярусів, але їх роль залежить від того, у якому стані вони знаходяться (з листками чи без них);
- 3) рослини, які щорічно заново утворюють надземні органи. Дана група представлена трав'янистими рослинами багатьох феноритмотипів.

Протягом вегетаційного сезону флористичний та екобіоморфний склад фітоценозів не змінюється, але чисельність особин та вікова структура ценопопуляцій – компонентів фітоценозів, істотно коливаються. Це зумовлено нерівномірною появою та відмиранням особин протягом року, а також переходом з одного вікового стану в інший, з активного

стану в стан спокою і навпаки. Особливо різкі коливання чисельності і складу ценопопуляцій у однорічників.

Для трав'янистих фітоценозів та синузій характерні **сезонні зміни продуктивності**: наростання маси надземних органів до певної межі (кульмінація формування травостою), а потім її поступове зниження.

Вивчення зміни сезонного стану фітоценозів має важливе господарське значення, особливо при використанні кормових угідь.

6.2. Різнорічні зміни фітоценозів (флюктуації)

Різнорічні зміни угруповань (флюктуації) стосуються, як правило, співвідношення їх компонентів та загальної продуктивності. За причинами, що викликають флюктуації, Т.О. Работнов (1978) поділяє їх на такі типи:

- 1) **екотопічні**, пов'язані зі зміною по роках метеорологічних, гідрологічних та інших умов екотопу;
- 2) **антропогенні**, зумовлені різними за формою та інтенсивністю впливами людини;
- 3) **зоогенні**, викликані різним впливом фітофагів та землерийних тварин;
- 4) **фітоциклічні**, пов'язані з особливостями життєвого циклу деяких видів рослин та насінним або вегетативним розмноженням, нерівномірним з року в рік;
- 5) **фітопаразитичні**, зумовлені періодичним розмноженням паразитичних грибів та ін.

6.2.1. Екотопічні флюктуації

Кожний рік є своєрідним за метеорологічними умовами кількістю атмосферних опадів та їх розподілом протягом року, в період активної вегетації, у окремі місяці та декади. З року в рік змінюється кількість атмосферних опадів та температурний режим. Щорічні зміни гідрологічного режиму відображаються на кількості та складі ґрунтового повітря, що, разом з різноманітністю температурного режиму, впливає на мікробіологічну активність ґрунтів.

Зміни середовища, у якому зростають рослини, та діяльності ґрунтових мікроорганізмів, призводять до варіювання темпів накопичення

органічних речовин в ґрунті та їх мінералізації і як наслідок - варіює забезпеченість рослин елементами живлення. Це, у свою чергу, впливає на накопичення фітоценозами біомаси. З роками змінюються фітоклімат, світловий режим, чисельність та життєдіяльність тварин, що входять до складу біоценозу.

Для фітоценозів, які регулярно використовуються людиною як пасовища та сіножаті, особливості метеорологічних та гідрологічних умов окремих років визначають строки та форму, а інколи і можливість їх використання. Наприклад, випасання худоби на деяких луках у дощову погоду може викликати порушення дернового шару і небажані зміни у складі й продуктивності травостоїв, а у посушливі роки воно може сприятливо впливати на насінне відновлення деяких видів-компонентів лучних ценозів, наприклад - пізньоцвіту осіннього.

Вираженість екологічних флюктуацій залежить від особливостей клімату окремих регіонів. У регіонах з різко континентальним кліматом флюктуації проявляються сильніше, ніж у регіонах з океанічним кліматом.

Рослини з багаторічними надземними пагонами реагують на зміну метеорологічних умов з року в рік не так різко, як трав'янисті рослини.

Тому екологічні флюктуації у лісах менше виражені, ніж на луках та у степах, а у лісових ценозах найбільш значні флюктуаційні зміни відбуваються у трав'янистій синузії.

6.2.2. Фітоциклічні флюктуації

Фітоциклічні флюктуації пов'язані з особливостями біологічних ритмів рослин, які утворюють даний фітоценоз. Рослини, що здатні домінувати в окремі роки завдяки особливостям життєвого циклу або своєрідності взаємовідносин з консортами, називаються **ценофлюктуантами**.

Так, наприклад, конюшини лучна (*Trifolium pratense* L.) та червонувата (*T. rubens* L.), як правило, приймають незначну участь у формуванні лучних фітоценозів. Але в окремі роки, коли умови зростання для них особливо сприятливі, відбувається масове перетворення їх, до цього часу пригнічених особин, у добре розвинуті, з багатьма генеративними пагонами. Конюшини стають домінуючими рослинами, але тривалість періоду переважання конюшин не перевищує 1-2 роки.

Інколи фітоциклічні флюктуації проявляються тільки на невеликих ділянках, де відбулося обнасінення певного виду та масове приживання його проростків. Це спостерігається у монота олігокарпічних зонтичних – дягеля (*Archangelica officinalis* Hoffm.), борщівника сибірського (*Heraclium sibiricum* L.). Дуб звичайний рясно плодоносить, в середньому, один раз за чотири роки, після чого у фітоценозі спостерігається багато його проростків.

6.2.3. Зоогенні флюктуації

Найчастіше зоогенні флюктуації пов'язані з динамікою чисельності комах-фітофагів та мишовидних гризунів. У роки масового розмноження фітофагів та землеріїв відбувається порушення фітоценозів, а в роки, коли чисельність цих груп тварин незначна, фітоценози відновлюються. Інколи, наприклад, у лісах під час масового розмноження тварин, що поїдають листя дерев (гусениці комах), порушення відбувається тільки в одному ярусі, що може сприятливо вплинути на рослини інших ярусів.

Зоогенні флюктуації мають циклічний характер. Коливання чисельності тварин тісно пов'язане з щорічними змінами метеорологічних та гідрологічних умов, що впливає на тварин як безпосередньо, так і опосередковано, через коливання у складі та продуктивності фітоценозів.

Цікаві зоогенні флюктуації були описані Є.М. Лавренком та О.О. Юнатовим (1952) у монгольських степах. В окремі роки там масово розмножується полівка Брандта, яка майже повністю поїдає дернини ковили. Після того з кореневищних бруньок, які знаходилися у стані спокою, масово розвивається колосняк гіллястий (*Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel.) і степ змінюється до невпізнання. Але через 4-5 років ковила знову відновлюється, а колосняк переходить у стан другорядного виду. Таким чином, степова екосистема підтримує стабільність і не порушується після підвищення чисельності гризунів.

6.2.4. Антропогенні флюктуації

Діяльність людини викликає флюктуації, якщо інтенсивність та форма її впливу змінюються за роками. Антропогенні флюктуації завжди поєднуються з екологічними та іншими флюктуаціями. Більше того, вплив людини змінює вплив метеорологічних та інших факторів на фітоценози.

Наприклад, у степах посуха більш негативно впливає на фітоценози, де проводиться інтенсивне випасання худоби, ніж на пасовищах з меншим навантаженням (Работнов, 1978).

6.3. Сукцесії

Кожний фітоценоз рано чи пізно замінюється іншим фітоценозом або зникає внаслідок антропогенного впливу. Здатність до змін - одна з важливих властивостей фітоценозів, пов'язана з тим, що вони є відкритими системами, які знаходяться під впливом зовнішніх факторів, а також із здатністю фітотрофів і їх консортів змінювати внаслідок своєї життєдіяльності умови їх місцезростання. Незворотні зміни рослинного покриву, що проявляються у заміні одних фітоценозів іншими, отримали назву сукцесій.

Перші праці, присвячені динаміці рослинності (синдинаміці), належать академіку К. Беру (цит. за: Х. Трасс, 1976). У 40-х роках ХІХ століття він описав первинні сукцесії заростання субстратів при таненні льодовиків.

У ХХ столітті наука про рослинні угруповання пережила справжній "динамічний бум". Важливу роль у розвитку теорії сукцесій відіграли праці дослідників Ф. Клементса (Clements, 1904-1949), А. Тенслі (Tansley, 1930), В. Людї (Ludi, 1932) (цит. за: В.Д. Александрова, 1969).

Порівняно більш широке розуміння сукцесій висвітлено у працях В.М. Сукачова. Якщо Ф. Клементса цікавили аутогенні сукцесії, то В.М. Сукачов вивчав всі можливі типи сукцесій і розробив їх класифікацію. За останні десятиріччя теорія сукцесій набула особливого розвитку у працях чеських та словацьких фітоценологів (Leps, 1998, 1990; Kovafova, Leps, Prach, 1992). Вагомий внесок у розвиток теорії сукцесій внесли російські та українські учені В.І. Комендар (1964), Б.М. Міркін (Миркин, Наумова, 1983, 1998), К.А. Малиновський (1987) та ін.

6.3.1. Класифікація елементарних змін

Б.М. Міркін та Г.С. Розенберг (1978) запропонували класифікацію **елементарних** змін рослинності, побудовану на принципах В.М. Сукачова (1954) (рис. 8).

Найвищою одиницею класифікації змін прийнято вважати клас змін. Виділяють три класи змін: **еволюція фітоценозів, сукцесії** та

катаклізми. Клас виділяється за більш істотною ознакою - наступністю стадій змін.

Перший клас – це **еволюція фітоценозів.** У процесі еволюції відбуваються такі зміни, в результаті яких формуються типи фітоценозів, що раніше не існували в природі (Ярошенко, 1961).

Другий клас змін – **сукцесії.** Вони виражаються поступовими змінами, в результаті яких виникають угруповання, які вже існують на інших ділянках рослинності. "Сукцесії - це завжди "повторення пройденого" (Миркин, Розенберг, 1978, с. 129).

Катаклізми віднесені до **третього класу змін.** Вони виникають внаслідок різкого впливу природних або антропогенних факторів, що призводить до часткового або повного знищення фітоценозу. Більш детально класи змін фітоценозів розглядаються у наступних підрозділах.

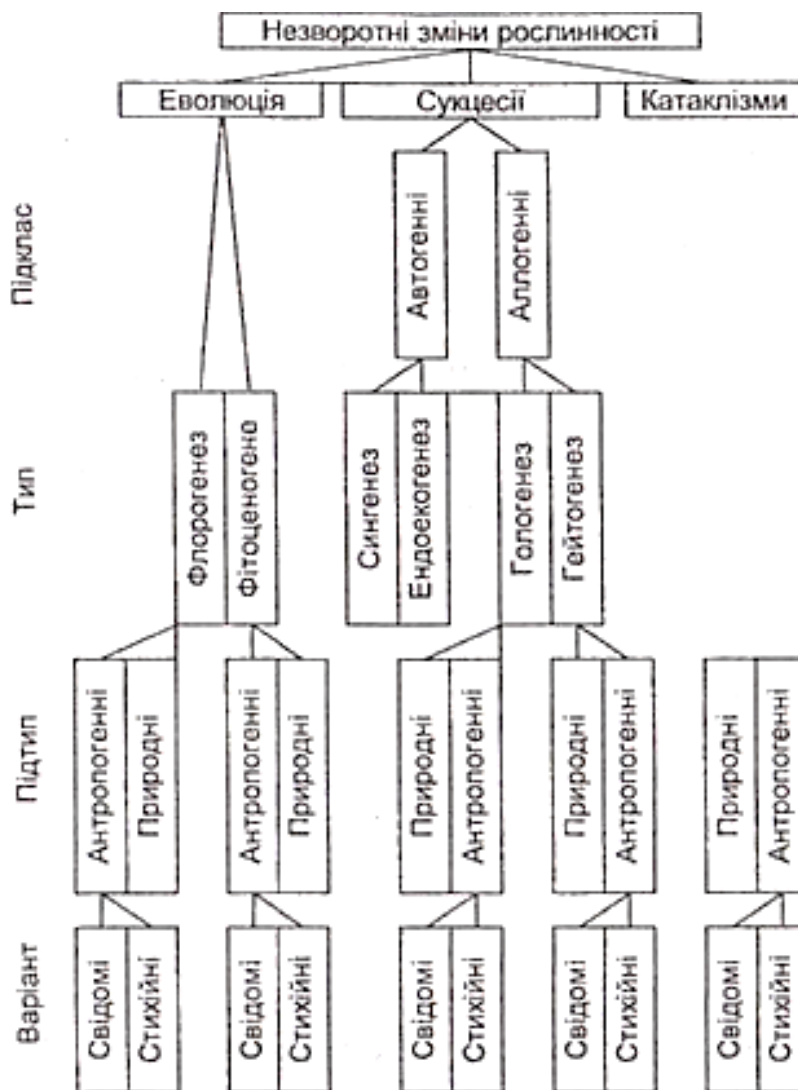


Рис. 8. Класифікація змін рослинного покриву (за Б.М. Міркіним, Г.С. Розенбергом, 1978)

6.3.2. Еволюція фітоценозів

Еволюція фітоценозів відбувається за рахунок змін двох типів: флорогенезу (становлення флори) та фітоценогенезу (комбінування видів у рослинні угруповання під впливом відбору на рівні фітоценозів). Обидва типи змін повинні розглядатися як аллогенні (екзогенні), викликані зовнішніми умовами. В залежності від діючого фактора серед аллогенних змін розрізняють: кліматогенні, едафогенні (ґрунтові), зоогенні та антропогенні.

Р. Уїттекер та Дж. Вудвелл (Whittaker, Woodwell, 1972, цит. за: Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг, 1978) розглядають еволюцію рослинності як спонтанний процес і підкреслюють такі його особливості:

1. Відбувається збільшення видового різноманіття (як альфа, так і бета), причому на кількість видів впливають стабільність та сприятливість умов навколишнього середовища, а також тривалість часу. Цей процес безмежний.
2. Флорогенез протікає не шляхом утворення зчеплених груп, пов'язаних адаптаціями, а завдяки диференціації екології видів.
3. Дивергенції екології видів відповідає конвергенція морфології угруповань, на яку впливають умови середовища. Але конвергенція фізіономічних ознак при цьому не є абсолютною. Наприклад, в Австралії дощові ліси утворені евкаліптами, а в США - хвойними.
4. Флорогенез відіграє незрівнянно важливішу роль, ніж фітоценогенез. Відбір першочергово впливає на генетичні особливості популяцій видів.

Із зростанням кількості населення на земній кулі, людство більш відчутно впливає на еволюцію фітоценозів нашої планети в цілому. Антропогенна еволюція угруповань може відбуватися під впливом свідомого та стихійного впливів людини. Людина свідомо створює нові види рослин, інтродукує нові елементи флори з інших територій, створює складні та прості антропоценози (посіви). В результаті випадкового заносу видів, здичавіння інтродуцентів та ін. відбувається стихійна антропогенна еволюція.

Всі сучасні типи фітоценозів, крім агрофітоценозів, є результатом тривалого еволюційного процесу. Прикладом примітивних рослинних угруповань можуть бути поселення одноклітинних і колоніальних

автотрофних організмів у водоймах. Для їх існування і поширення були потрібні певні екологічні умови (температура води, освітленість, наявність у воді вуглекислого газу та розчинів мінеральних солей). Перші рослинні угруповання, що складались з одноклітинних організмів, ще не мали визначених структурних особливостей, чітко окреслених меж поширення. Проте і ці примітивні фітоценози в певній мірі впливали на середовище та змінювали його.

Виняткове значення в житті й еволюції рослин мав їх вихід на сушу. Різні умови рельєфу суші, освітленості, водного режиму, хімічного складу й фізичних властивостей субстрату зумовили появу нових форм рослин з диференціацією на корені, стебла і листки. Деревовидні, кущові й трав'янисті представники плаунів, хвощів, папоротей становили основу нових рослинних угруповань. Уже на цій стадії фітоценогенезу були добре виявлені морфологічні ознаки фітоценозів (видовий склад, ярусність, аспектність), зросла і їх кількість.

У другій половині мезозою (за деякими даними в палеозої) виникли покритонасінні рослини. Гадають, що вони з'явилися одночасно в різних географічних пунктах земної кулі, в значній кількості і в найрізноманітніших формах.

За короткий геологічний час виникла велика кількість видів покритонасінних, пристосованих до різноманітних екологічних умов. Створились нові, ще більш сприятливі умови для формування різноманітних нових фітоценозів. Рослинність сучасних типів складається із значної кількості видів й має багатоярусну будову.

Найбільш еволюційно сформовані і стійкі до змін навколишнього середовища рослинні угруповання були названі В.М. Сукачовим корінними, П.Д. Ярошенком – вузловими, а Ф. Клементсом, як уже згадувалося, – клімаксовими. Але й такі угруповання продовжують еволюціонувати. Найбільш поширені сучасні типи рослинності - ліси, степи, луки, пустелі. Виникає питання, чи існують генетичні зв'язки між цими типами рослинності, які з них вважати більш давнішими, які з молодшими і ближчими до сучасних.

Ще в кінці минулого століття Й.К. Пачоський у праці "Стадії розвитку флори" (1891, цит. за: П.Д. Ярошенко, 1969) висунув думку про те, що рослинність кожної країни проходить у своєму природному розвитку три послідовні стадії: пустелі, степ, ліс.

Пізніше над цим питанням працювали О.А. Гроссгейм (1929) та П.Д. Ярошенко (1969). П.Д. Ярошенко запропонував схему еволюційних зв'язків основних типів сучасної рослинності (рис.9).

Він побудував її виходячи з міркувань, що найдавнішим типом лісів слід вважати гілеї, в яких індивідуальні й видові ритми домінують над сезонними, є багато квіткових рослин, епіфітів, велика кількість життєвих форм. Древніми типами рослинності вважаються також тропічні пустелі і савани, які займають проміжне місце між гілеями і пустелями. Повне зникнення деревних порід у савані, пристосування трав'янистої рослинності до інших сезонних ритмів, могло сприяти утворенню степів.

Лучний тип рослинності генетично пов'язаний із трав'янистим покривом лісів, високотравним альпійським різнотрав'ям і відкритими трав'янистими угрупованнями відслонень і зсувів.

У зауваженнях до схеми П.Д. Ярошенко зазначив, що тільки в окремих випадках можна припустити виникнення певного типу рослинності від якогось одного предка. Але найчастіше один тип походить від декількох. Він вважав свою схему першою спробою встановлення еволюційних зв'язків між основними типами рослинності.

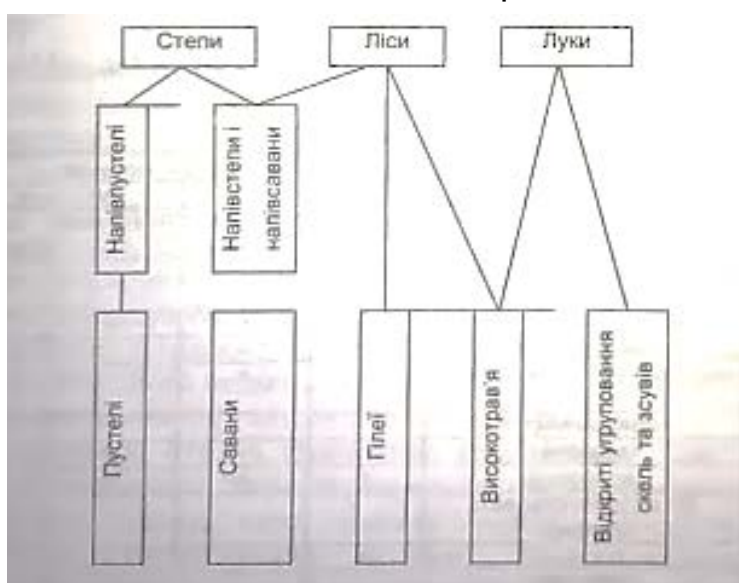


Рис.9 Схема еволюційних зв'язків основних сучасних типів рослинності (за П.Д. Ярошенко, 1969).

6.3.3. Типи сукцесійних змін

Розрізняють два основні типи сукцесій. **Первинні** сукцесії розпочинаються з виникненням фітоценозів на субстратах, де раніше рослинність не існувала. **Вторинні** сукцесії розвиваються у місцях, де

рослинність раніше існувала, але була знищена з різних причин, або ж у місцях, де один фітоценоз замінюється іншим під впливом певних факторів (Работнов, 1978).

Відповідно до причин, які зумовили напрямок зміни фітоценозів, сукцесії поділяються на **аутогенні** (внутрішні чи ендодинамічні) та **аллогенні** (зовнішні чи екзодинамічні) (Миркин, Розенберг, 1978).

В.М. Сукачов виділив окремий тип сукцесій **антроподинамічні**.

У табл. 1 показана класифікація сукцесій рослинних угруповань за різними факторами.

Таблиця 1

Класифікація сукцесій рослинних угруповань
(за Б.М. Міркіним, Л.Г. Наумовою, 1998)

Варіант	Типи і підтипи сукцесій			
	аутогенні		аллогенні	
	сингенез	ендоеко-генез	гейгогенез	гологенез
За масштабом часу:				
швидкі (десятиріччя)	+		+	
середні (століття)		+	+	+
повільні (тисячоліття)		+		+
дуже повільні (десятки тисяч)		+		+
За зворотністю:				
зворотні			+	+
незворотні	+	+	+	+
За ступіню сталості процесу:				
постійні	+	+	+	+
непостійні			+	+
За історією:				
первинні	+	+		
вторинні	+	+		
За характером зміни структури та функцій:				
прогресивні	+	+	+	+
регресивні	+	+	+	+
За антропогенністю:				
Природні	+	+	+	+
Антропогенні	+	+	+	+

Як вже згадувалося, Ф. Клементса цікавили аутогенні сукцесії, які закінчувалися клімаксом, а В.М. Сукачов вивчав усі можливі типи сукцесій і запропонував їх класифікацію.

Предметом обговорення у цьому розділі є незворотні зміни рослинних угруповань, а також зворотні зміни, але з циклом у декілька десятків років. В обох випадках зміни носять глибокий характер і стосуються не тільки кількісних співвідношень між видами, але й видового складу угруповання.

Незворотні та тривалоциклічні зміни фітоценозів бувають різноманітні за факторами, які їх спричинили, швидкістю протікання, розмірами площі рослинності, на якій відбуваються зміни.

6.3.3.1. Аутогенні сукцесії

Аутогенні сукцесії поділяються на **сингенез** та **ендоекогенез** (або ценогенез).

Сингенез – це саморозвиток фітоценозу, який найбільш яскраво проявляється на перших етапах становлення фітоценозу при активних процесах розмноження та приживання (ецевісиса) рослин. Сингенетичні сукцесії - це процес заселення рослинами оголених територій, наприклад, заростання пісків, відслонень, дна водойм.

Розвиток фітоценозів чи їх формування – складний процес. Умовно його поділяють на три стадії; початкова стадія, стадія повного розвитку і стадія згасання фітоценозу.

Початкова стадія розвитку фітоценозу. Ця стадія розвитку фітоценозу характеризується набором випадкових видів рослин, серед яких значна участь однорічників й кореневищних багаторічних рослин. Вони нерівномірно розміщені на площі і неповністю заселяють її. Горизонтальна і вертикальна структура фітоценозів у цій стадії дуже мінлива.

Рослинні угруповання виникають на вільних від рослин територіях - алювіальних відкладах заплав, на пісках борових терас, на дні висихаючих озер, лиманів. З першого ж року починає формуватись і фітосередовище.

У процесі переходу від початкової стадії до повного розвитку фітоценозу розрізняють три фази:

1. **Колонія** – коли рослини зрідка розміщені на площі Зв'язок між цими рослинами незначний або цілком відсутній. Колонія складається з рослин одного чи декількох видів, доступ нових видів рослин на цю площу вільний.

2. **Агрегація** – коли фітоценоз складається з незначної кількості видів, краще пристосованих до умов середовища; нові види проникають ще досить вільно.
3. **Зімкнуте рослинне угруповання** - коли поверхня ґрунту вкрита рослинами, насиченість видами неповна, можлива поява нових видів.

Стадія повного розвитку фітоценозу. На цій стадії рослинне угруповання досягає максимальної насиченості видами. Добре виявлені ознаки структури фітоценозу. Доступ нових видів ускладнений. У цій стадії найбільша відповідність між рослинним покривом і середовищем. Дальший розвиток фітоценозу уповільнюється. Прикладом цілком сформований рослинних угруповань є фітоценози лісу, степу, луків.

Стадія згасання фітоценозу. Незмінних умов середовища в природі немає. На певній площі степу, луки, ліс під впливом факторів середовища, в тому числі і рослинного покриву, змінюються температурний і водний режим ґрунту, його хімічний склад, збільшується протиріччя між рослинними угрупованням і середовищем. Для певної частини компоненти фітоценозу нові умови стають несприятливими і це призводить до повільного їх зникання.

Фітоценоз спрощується, деградує. Попередній фітоценоз з характерною для нього структурою, зникає, а на його місці з'являється нове рослинне угруповання.

Згасання (деградація) фітоценозів часто буває на пасовищах, надмірно перевантажених худобою. Деградацією фітоценозів є й переродження рослинних угруповань на солончаки внаслідок поступового засолення луків.

Процес згасання рослинних угруповань буває і в агрофітоценозах. Наприклад, посіви багаторічних трав і злакових або злаково-бобових рослин через 3-5 років помітно зріджуються, а через 8-10 – вироджуються цілком. Ще помітніші згасання на господарських посівах конюшини, еспарцету. Уже на 5-6-му році посіви цих рослин майже цілком гинуть, а на їх місці з'являються бур'яни - пирій повзучий (*Elytripia ropons* L.), осот польовий (*Cirsium arvense* L.) та ін. Динаміку зміни видового складу у агрофітоценозах вивчали Г.І. Дохман (1979), В.Д. Лопатін (1988), Б.М. Міркін, Т.Г. Горська (1989) (цит. за. Б.М. Миркин, Н.Г. Наумова. 1998).

Ендоекогенез – це зміна рослинності в результаті біогеоценотичного процесу взаємодії фітоценоза і ектопа (Миркин,

Розенберг, 1978, с. 132). У процесі ендоекогенезу відбувається зміна цілком сформованого фітоценозу іншим. Цей процес проходить декілька етапів:

- 1) життєдіяльні процеси рослинного покриву викликають зміну фітосередовища;
- 2) рослинне угруповання втрачає свою зімкнутість;
- 3) у фітоценозі одні компоненти замінюються іншими;
- 4) повністю зникає старий фітоценоз, а на його місці формується новий;
- 5) виникає нове фітосередовище.

Ендоекогенетичні зміни фітоценозів відбуваються в лісі, степу, на луках, болотах, заростаючих озерах. Так, наприклад, на низинних болотах лісової зони, для яких характерні осокові асоціації, що складаються з осоки пухнастоплодої (*Carex lasiocarpa* Ehrh.), осоки Хедсона (*Carex hudsonii* Bennet), мітлиці собачої (*Agrostis canina* L.) та ін., кисла реакція осокового болота зумовлює повільне розкладання органічних решток, які відкладаються у значній кількості, внаслідок чого торфова подушка наростає й рівень болота поступово піднімається. У зв'язку з цим зменшується приток мінеральних речовин, осоки і злаки від мінерального голодування відмирають, а на їх місці з'являються шейхцерія болотна (*Scheuchzeria palustris* L.) і сфагнові мохи. Мохи вбирають і затримують значну кількість води, внаслідок чого її проникнення в нижні горизонти ґрунту уповільнюється, погіршуються аерація і температурний режим ґрунту. Під дією компонентів шейхцерієво-сфагнової асоціації активізується процес наростання і ущільнення торфу. Замість ввігнутого, котловидного болото стає опуклим.

Нові екологічні умови, що створились внаслідок діяльності рослинного покриву, несприятливі для шейхцерії болотної. На ущільненому торфі сфагнового болота формується нова асоціація – з пухівки піхвової (*Eriophorum vaginatum* L.) і сфагнових мохів. Пухівково-сфагнова асоціація ще в більшій мірі сприяє наростанню торфової подушки. Ґрунт втрачає зв'язок з підґрундовою водою, вода і мінеральне живлення для рослин поступають тільки з атмосфери.

Коли на верхове пухівково-сфагнове болото потрапляє насіння сосни, тут формується ще одна рослинна асоціація - з сосни звичайної й сфагнових мохів.

З цього прикладу видно, як під дією рослинного покриву наростає товща торфу, змінюються водний і сольовий режим ґрунту і, у зв'язку з цим, на певній території зникають одні асоціації і з'являються інші.

На рис. 10 показано етапи сукцесійних змін при заростанні озера в умовах холодного клімату. В маленькому озері рослинність сплавин просувається у напрямку від берегів і до центру водної поверхні (рис. 10 А). Цей процес продовжується, озеро старіє (рис. 10 В,С). Через декілька тисяч років після того, як озеро заповниться розкладеною органічною речовиною (торфом), воно заросте лісом (рис. 10 D).

Формування водних рослинних асоціацій залежить від характеру дна, руху води і глибини водойми.

На замуленому дні через певний час селяться харові водорості і квіткові рослини, занурені у воду: кушир темно-зелений (*Ceratophyllum demersum* L.) та вузьколисті види рдесника (*Potamogeton* L.). Відмерлі рештки цих рослин прискорюють процес замулювання водойми. На підвищених місцях водойми, багаті на органічні і мінеральні речовини, кушир занурений і рдесник зникають, а на їх місці з'являються рослини, листя яких плаває на поверхні води, – латаття біле (*Nymphaea alba* L.) й глечики жовті (*Nuphar lutea* (L.) Smith.) Рештки їх товстих кореневищ і листя прискорюють дальше підвищення дна водойми. На глибині 1-1,5 м створюються умови для формування нової асоціації з очерету звичайного (*Phragmites australis* Cav.), лепешняку плаваючого (*Glyceria fluitans* L.), схеноплектуса озерного (*Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla). У їх густих заростях осідають органічний і мінеральний алювій, який приноситься водою. Щорічне відмирання стебел і листків призводить до повного обміління цієї зони водойми.

Обміління змінює фітосередовище, погіршуються умови для лепешняково-очеретових асоціацій. Поступово їх зарості зріджуються і на їх місці утворюється асоціація з прибережних осок та хвоща болотного (*Equisetum palustre* L.).

Обидва приклади свідчать про те, що причиною ендоекогенетичних сукцесій фітоценозів є зміна фітосередовища. Зміна фітосередовища, в свою чергу, залежить від життєвих процесів рослинного покриву.

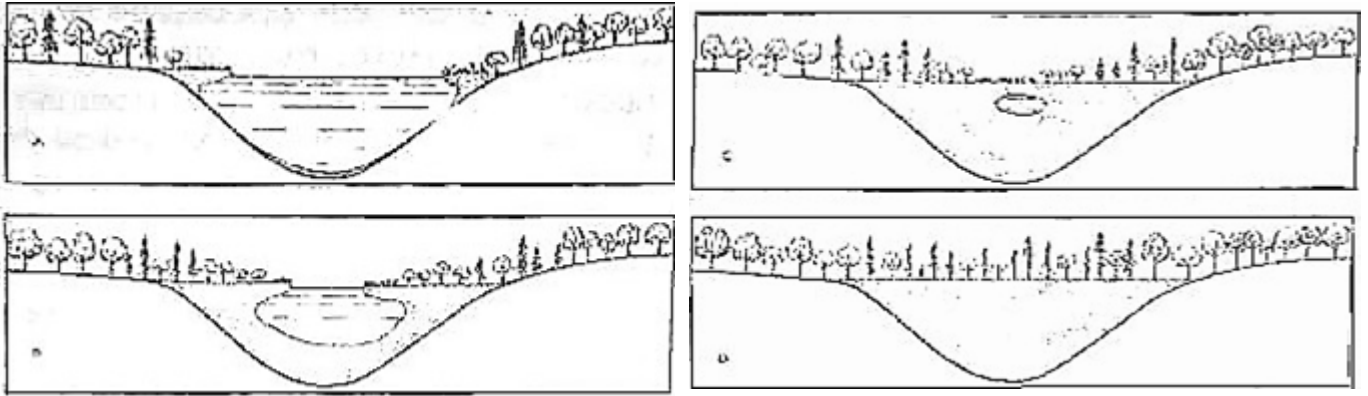


Рис.10 Етапи сукцесійних змін при заростанні озера (за Р. Уїттекером, 1980)

Сукцесії жерепняків на кам'янистому субстраті у Карпатах.

Досліджуючи високогірну рослинність Українських Карпат, В.І. Комендар (1964) мав змогу вивчити сукцесії жерепняків на кам'янистих розсипищах від початкових, вихідних до сформованих угруповань.

Первинні сукцесії починаються на кам'янистих субстратах, які не зачеплені біогенними процесами, що і обумовлює тривалість цих сукцесій.

Якщо прослідкувати за змінами в жерепняках, то можна побачити послідовність змін від простих несформованих сполучень до більш стійких сформованих, які найбільш повно відповідають ґрунтово-кліматичним умовам даної місцевості.

Якщо піддати аналізу всі проведені спостереження дослідження, то можна відмітити такі стадії формування фітоценозів від простих до складних:

- відкриті фітоценози (агрегація в розумінні А.А.Гросгейма 1929);
- серійні угруповання;
- сформовані або встановлені угруповання.

З початком заселення організмами поверхні оголеного субстрату між ними і неживою природою виникає взаємодія. В міру збільшення щільності на даній території починається процес взаємодії організмів між собою. Всі ці взаємодії супроводжуються процесами обміну речовиною і енергією як організмів з середовищем, так і організмів між собою. Цей специфічний тип обміну речовиною і енергією, що характерний для біоценоза, В.М. Сукачов запропонував назвати біогеоценотичним процесом, який продовжується безпосередньо до тих пір, поки на даній території існують організми.

Ми цілком погоджуємось з З.В. Карамишевою (1963), що у відкритих угрупованнях агрегаціях видовий склад, рясність поширення рослин визначаються не взаємовідносинами між рослинами, а хімічними та фізичними властивостями субстрату.

Справа в тому, що у відкритих угрупованнях, як уже згадувалось, підбір видів - закономірне, а не випадкове явище але види розташовуються на кам'янистому субстраті, а також скупченнях дрібнозему хаотично, без певного порядку і з досить великою розрідженістю, у таких сполученнях не помітний взаємний вплив між рослинами, так що фітосередовище тут не має вирішального впливу.

Формування фітоценозів на первинних кам'янистих та скельних розсипищах здійснюється у декілька послідовних фаз:

- скельні бактерії,
- скельні водорості,
- лишайники,
- мохи,
- квіткові рослини.

Скельні розсипища постійно зазнають механічного й хімічного впливу і, особливо, так званого біологічного вивітрювання, яке відбувається в результаті дії спочатку рослинних, а потім тваринних організмів.

Початкові фази або стадії сукцесійного процесу, як уже згадувалось, являють собою відкриті угруповання чи агрегації.

Як відомо, оголені кам'янисті розсипища під час біологічного вивітрювання спочатку піддаються впливу мікроорганізмів. За літературними даними, у життєвих процесах, що відбуваються на кам'янистих розсипищах, найважливіше значення з усієї бактеріальної флори мають нітрифікуючі бактерії, які здатні перетворювати в азотну кислоту азот і аміак повітря. Нітрифікуючі бактерії можуть руйнувати найрізноманітніші гірські породи.

Крім бактеріальної флори, на поверхні розсипищ, як уже відмічалось вище, поселяються численні водорості, які, поряд з бактеріями, відіграють першорядну роль у процесі біологічного вивітрювання гірських порід і в підготовці умов для поселення на розсипищах більш високоорганізованих рослин.

Речовини, утворені в результаті життєдіяльності мікроорганізмів і водоростей, осаджені на камінні разом з пилом або принесені водою,

сприяють поступовому нагромадженню дрібнозему в мікрозаглибленнях, що утворились в результаті хаотичного розташування скельних каменів.

Починає формуватись примітивний ґрунт, названий В.І. Вернадським біокосним ґрунтом. Сюди може потрапити насіння маловимогливих до умов зростання рослин і прорости.

Таким шляхом на розсипищах утворюється початкове або вихідне угруповання – жерепняк кам'янистий (*Mughetum petrosum*) (рис. 11).

Ми приєднуємось до думки В. Буковчана (Буковчан, 1953) та деяких інших авторів, які визнають, що жереп першим оселяється у багатьох місцях у Карпатах на розсипищах, ще не заселених мохами та квітковими рослинами. Досягнувши дорослого віку, гірська сосна-жереп значно інтенсифікує процеси ґрунтоутворення, у жерепняхках кам'янистих вона має шпалерну життєву форму, щільно тулячись до каміння і створюючи свій мікроклімат.



Рис. 11. Схема сукцесій жерепняків в Українських Карпатах (за В.І. Комендаром, 1964)

В той же час на кам'янистому субстраті після мікроорганізмів, водоростей і накипних лишайників, на камінні поселяються куцисті лишайники, з яких переважає оленячий мох (*Cetraria islandica*). Утворюється асоціація – жерепняк лишайниковий (*Mughetum cetrariosum*).

З появою мохів починається поступовий перехід від відкритих угруповань чи агрегацій до формування серійних угруповань.

Мохи швидко розвиваються на мертвих рештках лишайників. Вони добре переносять тимчасове і тривале висушування.

Своєю життєдіяльністю мохи сприяють дальшому руйнуванню гірської породи і нагромадженню дрібнозему. Густі дернини мохів мають чималу гігроскопічну спроможність і затримують значну кількість атмосферної вологи. Ця властивість мохового покриву створює сприятливі умови для поселення представників вищих рослин. Треба відмітити, що з ростом і розвитком жерепа нагромадження дрібнозему і утворення ґрунту значно поліпшується. Формування ґрунтового покриву під пологом жерепа сприяє зростанню чорниці, брусниці та інших рослин, які утворюють разом з жерепом асоціації, вказані на рис. 11. Але, як видно з цього рисунка, серійні угруповання тут закінчуються жерепняком чорничним, а далі уже йдуть сформовані угруповання, представлені жерепняком квасеницевим, жерепняком куничниковим тощо. У сформованих угрупованнях наявні розвинені ґрунти різної потужності, з більш складною структурою.

В.М. Сукачов, використовуючи для визначення сформованого угруповання термін “клімакс”, все ж відмічає, що біогеоценотичний процес у ньому не зупиняється й весь час призводить до зміни одних біогеоценозів іншими. Мова йде тільки про те, що біогеоценотичний процес з часом сповільнюється, а рослинний покрив, а разом з ним і тваринний світ, можуть набувати деякої стабільності.

Особливу увагу привертає зростання досить потужних подушок (до 1.5 м в діаметрі) торфових мохів не тільки на плакорних ділянках, але й на схилах до 25° крутизни; разом з жерепом вони утворюють асоціацію жерепняк сфагновий (*Mughetum sphagnosum*). Сфагнові мохи разом з деякими іншими квітковими рослинами, такими як чорниця й брусниця (*Rhodococcum vitis-idaea* (L.) Avror.), утворюють сформовані клімаксові угруповання.

Асоціації *Mughetum sphagnoso-paludosum* і *Mughetum sphagnoso-polytrichoso-eriophorosum* розвиваються на різних місцях: біля струмочків,

виходу джерел на поверхню, на непроникних чи малопроникних ґрунтах з жерепняками зеленомоховими та рум'янковими.

Таким чином, ми прослідкували процеси сукцесій жерепняків від простих нестійких до складних сформованих угруповань. При розгляді сукцесій жерепняків можна прослідкувати, як один фітоценоз замінюється іншим, змінюється один або всі його компоненти.

З вищесказаного можна зробити висновок, що жерепняки відіграють велику роль у заселенні рослинами кам'янистих розсипищ у горах і утворенні ґрунтового покриву. Але слід відзначити, що утворення ґрунту – надзвичайно повільний процес. За приблизними підрахунками, на утворення 1 см ґрунту потрібно 100-400 років.

Здатність сосни-жерепу освоювати кам'янисті розсипищі і сприяти формуванню ґрунтів створює передумови для заселення ялини. На сформованих ґрунтах, у місцях контакті ялинових і жерепнякових угруповань, особливо там, де спостерігаються розріджені зарості сосни, молоді сходи і підріс ялини знаходять сприятливі мікрокліматичні і ґрунтові умови на початкових стадіях свого росту і розвитку. Піднімаючись над жерепом, ялини можуть витіснити його. Цей процес може продовжуватись до того часу, поки ялина не досягне кліматичної межі або не зустрине інших перепон для свого росту і розвитку

6.3.3.2. Аллогенні (екзодинамічні) сукцесії

Аллогенні сукцесії представлені гологенезом (послідовні зміни зовнішніх факторів, які впливають на цілий географічний ландшафт) та гейтогенезом (локальні зовнішні зміни).

Аллогенні сукцесії відбуваються внаслідок причин, які не пов'язані з середовищем фітоценозу, і для рослинного угруповання є цілком випадковими. Часто цей вплив буває раптовим, катастрофічним, наприклад пожежа в степу чи лісі, зміна русла ріки і затоплення у зв'язку з цим луків.

Залежно від причин, які зумовлюють аллогенні зміни, їх поділяють на пірогенні, гідрогенні, псамогенні, галогенні та зоогенні сукцесії.

Пірогенні сукцесії – це зміни фітоценозів, викликані пожежами. Пожежа в лісі чи степу може статися від блискавки, непогашеного багаття.

Часто випалювання проводиться з метою підвищення продуктивності травостою. За даними Д.В. Дубини та ін. (1997 після випалювання плавневих болотних угруповань відбувається різке зростання їх продуктивності, підвищується життєвість едифікаторів та багатьох видів бореальнотемпературної групи (*Stachys palustris* L., *Mentha aquatica* L., *Lysimachia vulgaris* L.) На ділянках поза випалюванням спостерігається зворотня тенденція: пригнічення едифікаторів та розвиток видів з широкою екологічною амплітудою.

Найбільшої шкоди завдають пожежі лісам, особливо хвойним, які швидше загоряються і за короткий час можуть вигоріти на значній площі. Від пожежі в лісі гинуть дерева, чагарники і трави.

Пожежа небезпечна для лісу в будь-яку пору року, але найбільше – під час посушливого літа, коли вогонь знищує і суху траву, і лісову підстилку. Більш стійкі проти пожежі дібровні ліси, особливо у першій половині літа, коли наземний ярус їх складається з соковитої трави.

Відновлюється ліс на згарищах дуже повільно. В окремих випадках (найчастіше це буває на невеликих площах) виникає ліс того ж самого типу. Насіння лісових порід потрапляє на згарища з сусідніх ділянок. Частіше після пожежі формуються ліси з тимчасових порід – осики (*Populus tremula* L.) та берези бородавчастої (*Betula pendula* Roth.). Тільки через десятки років на їх місці виростають дібровні чи мішані ліси з основних порід.

Низові пожежі у сосново-ялинових лісах нищать суху лісову підстилку, мохи, лишайники. Від цих пожеж гинуть молоді й старі насадження ялини, бо її коренева система розміщена близько до поверхні ґрунту. Старі ж насадження сосни зберігаються, оскільки її коренева система глибоко в ґрунті, а крона зосереджена на верхівці. Через деякий час лід її покривом з'являється соснова насінна поросль. Таким чином, низові пожежі в мішаних сосново-ялинових лісах призводять до розвитку чистих соснових насаджень.

Отже, низові пожежі в соснових лісах з моховим чи лишайниковим покривом знищують тільки мохи й лишайники, а деревний ярус з сосни звичайної зберігається. У трав'янистому ярусі після пожежі з'являється куничник наземний (*Calannagrostis epigeios* (L.) Roth.).

У тому випадку, коли пожежа знищує мішаний сосново-ялиновий ліс цілком, на згарищі формується ліс з берези бородавчастої й осики.

За спостереженнями М.С. Шалита та А.А. Калмикової (1935), проведеними у степу Асканія-Нова (цит. за: Е.М Лавренко, 2000), відновлення рослинності після пожежі спостерігається протягом декількох років. Внаслідок пожеж знищується мертвий покрив, а також незначна частина дернинних злаків (як правило, великі старі куртини типчака) Багаторічники та дворічники майже не знищуються вогнем, і його вплив на них зводиться до сповільнення росту та значного відставання стадій розвитку (цвітіння та плодоношення) у деяких рослин. Так, наприклад, ковили не цвітуть після пожежі навіть через рік. Однорічники-ефемери в значній мірі знищуються, нормальна їх кількість відновлюється тільки через 4-6 років. Ті ж саме відбувається і з тонконогом бульбистим (*Poa bulbosa* L.) Лишайниковий покрив, досить значний у степах, а також моховий покрив, утворений здебільшого *Tortula ruralis*, повністю знищується полум'ям і відновлюється дуже повільно. Власне кажучи, значних змін рослинного покриву степів після пожеж не відбувається.

Гідрогенні сукцесії фітоценозів зумовлюються зміною водного режиму ґрунту. Як і пірогенні, гідрогенні сукцесії спричинюються природними явищами або виникають внаслідок діяльності людини. Під дією повеневої води в заплавах річок формуються рослинні асоціації з переважанням у травостою злаків і осок. Чим довше застоюється на луках вода, тим біднішим стає видовий склад асоціацій, участь злаків зменшується, а осок – підвищується. У заплавах річок, внаслідок зміни русел утворюються озера, стариці, на яких формуються водні і болотні асоціації.

Гідрогенні сукцесії відбуваються і тоді, коли ґрунти стають бідними на воду. Наприклад, під час осушення торфових боліт зникають мохи й пухівки, а на їх місці з'являються злаки різнотрав'я. Загальний напрямок змін рослинності при осушенні – це мезофітизація та евтрофізація.

Псамогенні сукцесії викликаються дією рухливого піску. Значні площі піщаних масивів трапляються на борових (надлучних) терасах у заплавах річок. Вільний від рослинності пісок легко перевідкладається вітром з місця на місце. Псамофітні рослини поступово закріплюють піски і сприяють нагромадженню в них органічних речовин.

Галогенні сукцесії зумовлюються акумуляцією в ґрунтах надмірної кількості карбонатних або хлоридних і сульфатних сполук. Нагромадження в ґрунтах хлоридно-сульфатних солей найчастіше буває в долинах річок і лиманах південно-східних областей України. Засолення

ґрунтів хлоридними і сульфатними солями призводить до формування галофітних асоціацій (Білик, 1963).

Зоогенні сукцесії – це зміни фітоценозів під дією тварин - комах, гризунів, копитних тварин. Надмірне навантаження лісів худобою негативно впливає на флористичний склад рослинних угруповань, знижує продуктивність випасів, погіршує фізико-хімічні властивості ґрунту.

Явище зміни рослинних угруповань внаслідок перевантаження пасовищ худобою Г.М. Висоцький запропонував називати **пасквальною дигресією**, а процес відновлення попереднього типу рослинного покриття на вигонах – **пасквальною демутацією**.

Досить поширений процес галофітизації пасовищ. З ущільненням верхнього шару ґрунту змінюються його водно-повітряні властивості. У поєднанні з кращим прогріванням ґрунту в результаті відчуження тваринами надземних органів рослин зростає випаровування води з його поверхні. У місцях з близьким заляганням ґрунтових вод, насичених великою кількістю легкорозчинних солей, ущільнення ґрунту в результаті капілярного підняття води зумовлює засолення.

За результатами багаторічних досліджень сукцесійних антропогенних змін рослинності у Станцівсько-Жебринських плавнях Дунаю (Дубина та ін., 1997) внаслідок випасання лучні фітоценози перетворюються у низькопродуктивні і флористично збіднені солонцеві та солончакові угруповання. Зміни солонцевої та солончакової рослинності під впливом випасання та витоптування носять катастрофічний характер й завершуються формуванням окремих біогруп, переважно з представників справжньосолончакової рослинності (*Salicornia europaea* L., *Suaeda salsa* (L.) Pall., *Salsola soda* L.)

6.3.3.3. Антропогенні зміни угруповань

Всі вище згадані сукцесії можуть бути викликані діяльністю людини, отже, вони носять і антропогенний характер.

Серед антропогенних змін фітоценозів одними з найбільш вивчених є зміни після вирубування лісів. Суцільне вирубування ділянок лісу призводить до значних змін фітосередовища лісосіки. Тут різко змінюється освітленість, помітно зростає амплітуда середніх температур дня і ночі. Тіньові рослини трав'янистого ярусу дібровного лісу поступово

зникають і натомість з'являються світлолюбні рослини, в тому числі і лучні.

Першого ж літа на лісосіці з'являються сходи осики і берези бородавчастої, насіння яких заноситься вітром. Через 5-10 років крони цих дрібнолистяних порід змикаються. Під їх пологом утворюється лісова підстилка, верхній шар ґрунту збагачується органічними рештками. Ще через деякий час світлолюбні трав'янисті рослини замінюються компонентами листяних лісів. Створюються умови для росту дуба звичайного, клена звичайного (*Acer platanoides* L.), в'яза гладкого (*Ulmus laevis* Pall.). Спочатку ці породи ростуть повільно, коли ж виходять у перший ярус, то ростуть швидше і перебивають крони берези і осики, що призводить до їх поступового випадання із складу угруповання.

Лісосічна дигресія (поява на лісосіці світлолюбних дрібнолистяних порід) і демутація (відновлення основних порід лісу) бувають тільки тоді, коли відновлення лісу на лісосіці відбувається без втручання людини.

Ще більших змін лісова рослинність зазнає тоді, коли після вирубування і розкорчовування ділянку розорюють і відводять під польові чи городні культури.

Підняття цілини в минулому та використання її під сільськогосподарські культури зумовлювало дуже швидку заміну природних рослинних угруповань степу на культурні фітоценози.

Сукцесійні зміни фітоценозів зумовлюють і такі заходи, як осушування боліт, зрошення природних кормових угідь. Зміна водного режиму боліт під час осушування поліпшує аерацію ґрунтів, сприяє мінералізації органічних речовин, збагачує ґрунт поживними речовинами.

Осокове болото, наприклад, після осушування швидко заростає мітлицею білою (*Argostis alba* L.), лисохвостом колінчастим (*Alopecurus geniculatus* L.), щучкою дернистою (*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.), тонконогами лучним (*Poa pratensis* L.) та болотним (*Poa palustris* L.).

6.3.3.4. Сукцесії на перелогах

Заростання зімкнутих нив (аутогенні сукцесії) традиційний об'єкт синдинамічних досліджень. Особливо популярними такі дослідження були в період так званого "динамічного буму" (Миркин, Наумова, 1998), коли увага до динамічних змін рослинності у фітоценології досягнув свого апогею (60-80-ті роки ХХ ст.). Сукцесійний процес на перелогах протікає

відносно швидко і, оскільки, нескладно визначити дату, коли була залишена рілля, то можна за короткий строк побудувати досить реальні сукцесійні схеми.

Значний обсяг літературних відомостей про сукцесії на перелогах був узагальнений у монографії чеських дослідників ("Succession in abandoned fields.", 1992). Керівник цих досліджень М. Рейманек (Rejmanek) підкреслював, що дослідження сукцесій на перелогах має таке ж важливе для фітоценології, як вивчення дрозofil для генетики.

В результаті досліджень було проаналізовано 110 нив віком до 57 років і встановлено, що перші стадії сукцесій незначною мірою залежать від екологічних умов. Надалі відбувається дивергенція флористичного складу і домінантів угруповань, які із мірою водного режиму трансформуються в угруповання класів *Ramno-Prunetea*, *Crataego-Prunetea*, *Molinio-Arrhenatheretea*, *Molinio-Arrhenatheretea*, *Festuco-Brometea* (Kovarova et al., 1992). Аналіз стратегічного спектру за Граймом (Grime, 1977) показав, що на перших стадіях переважають види R-стратегії, які в подальшому замінюються видами вторинних стратегій (C-S, C-S-R)

При розгляді зміни флористичного складу угруповань виявилось, що на перших стадіях значну роль відіграють банки насіння у ґрунті, на наступних – умови середовища та можливість надходження насіння з сусідніх територій з природною рослинністю.

Оцінюючи фактори, які визначають видову різноманітність, автори зробили висновок, що найбільшу кількість видів відмічено на найстаріших перелогах, де один домінант немає можливості захопити екологічну нішу.

За допомогою математичних методів були оброблені результати обліків рослинності за 4 роки і зроблені такі висновки:

- 1) сукцесія не має лінійного характеру;
- 2) швидкість її розвитку з часом зменшується;
- 3) флористичний склад змінюється інтенсивніше, ніж склад домінантів;
- 4) вплив ініціальних стадій сукцесій на більш пізні слабкий;
- 5) у ході сукцесій зменшується роль дрібномасштабної варіації умов середовища і зростає роль занесення діаспор.

Горизонтальна структура угруповання є результатом взаємодії багатьох факторів, а саме: конкуренції, диференціації еконіш, біології розмноження і розповсюдження видів.

РОЗДІЛ 7

КЛАСИФІКАЦІЯ ФІТОЦЕНОЗІВ

Дослідження складу, структури та функцій фітоценозів повинні бути екстрапольовані на якусь площу, а для цього необхідний "простий опис". Для екстраполяції результатів досліджень слід згрупувати описи в типи, тому виникає необхідність у класифікації угруповань, або **синтаксономії**.

Картування типів фітоценозів становить значну цінність для організації раціонального використання рослинних ресурсів, включаючи ліси, кормові угіддя тощо. Але виділення і класифікація фітоценозів – складна проблема. Адже фітоценози утворені видами, що відносяться до різних біоморф, а це часто визначає різні підходи до їх класифікації. До того ж фітоценози – динамічне явище. В будь-який момент часу на фітоценозі відображаються флуктуаційні і сукцесійні зміни. У зв'язку з різними формами впливу людини на довкілля в наш час рослинність представлена великою різноманітністю модифікацій корінних і похідних фітоценозів.

Часто фітоценози пов'язані переходами, і тому межу між ними можна провести умовно. Остання обставина призвела до того, що поруч з основним напрямком, який визнає існування в природі дискретних фітоценозів, виникла уява про безперервність (континуум) рослинного покриву. Прихильники першого напрямку, що дістав назву "теорії типів рослинності", в тому числі й Клементс, для систематизування фітоценозів використовували метод класифікації, запозичений із систематики організмів (**організмисти**). Прихильники другого напрямку, у тому числі Р. Уїттекер, враховуючи, що фітоценози можуть бути розміщені у безперервний ряд, використовували метод ординації (розподіл у системі координат) (**континуалісти**). На теперішній час розроблена серія методів аналізу рослинного покриву: флористичний, топологічний, еколого-фізіономічний, екологічний, еколо-флористичний та ін.

Успішність будь-якої класифікації, як справедливо вказував Й. Браун-Бланке, найкраще визначається досягнутими за її допомогою результатами. По-перше, вона повинна узагальнювати знання про множину відомих об'єктів та про зв'язки у класифікаційних системах, вміти передбачати появу нових об'єктів та зв'язків. По-друге, деякі класифікації дають можливість, за належністю об'єктів до їх таксонів, проаналізувати з практичною метою реакції цих об'єктів на стихійні та господарські впливи.

7.1. Особливості рослинних угруповань як об'єктів класифікації

У фітоценології немає такої іншої проблеми, яка б викликала таку велику кількість дискусій та сприяла створенню такої суперечливої літератури, як проблема класифікації рослинності. У світовій науці немає єдиної думки ні щодо основних принципів класифікації, ні щодо побудови класифікаційних систем.

Важливою умовою проведення класифікації є дискретність об'єктів, які класифікуються. Разом з тим дискретність проявляється по-різному на різних рівнях організації живого.

Системам фітоценотичного рівня властивий особливий тип інтеграції частин. Тут немає структури, яка заснована на узгодженні та розподіленні функцій. Система фітоценозів – це система статистичного типу інтеграції. За О.О. Ляпуновим (цит. за: В.Д. Александрова, 1969), вона не є централізованою, як організм. Рослинному угрупованню властивий найбільш примітивний тип цілісності.

І.К. Пачоський (1921) підкреслював, що рослинне угруповання не є індивідумом, тому, що його розвита незворотній. Тварина чи рослина помирає навіть при сприятливих зовнішніх умовах лише тому, що вона, наприклад постаріла. Вона замінюється новим, неподільним, отриманим в акті народження організмом. Угруповання ж не знає смерті. Воно безперервно відновлюється і змінюється, трансформуючись з часом в угруповання іншого типу.

Як дискретність є кардинальною властивістю біосистем організмового рівня, так безперервність є кардинальною рисою фітоценотичного рівня. Не дивлячись на те, що рослинний покрив безперервний, ця його безперервність відносна, оскільки в ньому простежуються більш-менш однотипні ділянки, які приймаються за вихідні об'єкти класифікації. У синтаксономістів, які вивчають класифікацію рослинних угруповань, об'єктом класифікації виступає умовно виділена з континууму рослинності більш-менш однорідна його частина, а не саме рослинне угруповання.

Виділення конкретних фітоценотичних одиниць у рослинному покриві проводиться фітоценологами різних шкіл по-різному, в залежності від різниці у поглядах та від завдань дослідника.

7.2. Асоціація – основна найменша одиниця класифікації фітоценозів

Для визначення типів фітоценозів – основних одиниць рослинності – пропонувалися різні терміни. У 1910 р. на третьому Міжнародному ботанічному конгресі у Брюсселі, було прийнято рішення вважати основною одиницею фітоценозів асоціацію (Flahault, Schroeter, 1910). Асоціація – це рослинне угруповання певного флористичного складу з одноманітними умовами місцезростання і одноманітною фізіономією.

З того часу під терміном "асоціація" розуміють основну одиницю рослинності, хоча у нього вкладається різний зміст.

7.3. Фізіономічний підхід до класифікації рослинності. Розвиток поняття про асоціацію

"Рослинна асоціація об'єднує всі фітоценози, які одночасно беруть участь в акумуляції і трансформації речовин і енергії на поверхні землі, або геосфери. У відповідності з цим вони характеризуються в основному однорідною синузальною структурою, що відображає відповідний склад екологічних типів рослин, і однорідним складом факторів середовища, які впливають на фітоценотичні процеси." (Сукачов, 1957, с. 18). З цього визначення випливає, що асоціація – це абстрактна одиниця, яка об'єднує всі фітоценози зі схожим складом та структурою, існуючі у однорідних умовах середовища.

У визначення В.М. Сукачова включено низку ознак, однак у практиці досліджень радянської та російської фітоценологічних шкіл основним критерієм для виділення асоціацій були доміанти основних ярусів. При домінантному методі використовують два способи утворення назв асоціацій. Перше слово назви – латинська родова назва виду, який домінує у першому ярусі, з додаванням до його кореня суфікса "etum" (*Pinetum* від *Pinus*, *Fagetum* від *Fagus* і т.д.) Друге слово – латинська родова або видова назва домінанта (або домінантів) підлеглих ярусів шляхом додавання до його кореня (коренів) суфікса "osum" (*Sphagnosum* від *Sphagnum*, *myrtillosum* від *Vaccinium myrtillus* і т.д.).

Там, де у першому ярусі переважають два види, вони обидва використовуються у назві асоціації, з'єднуючись знаком "-" (тире), наприклад, *Piceeto-Quercetum* при переважанні ялини та дуба. Це відноситься і до утворення другої частини назви асоціації, наприклад,

Pinetum-Callunoso-Cladoniosum (сосновий ліс з ярусом вереса (*Calluna*) і наземним покривом з видів *Cladonia*). При необхідності назва уточнюється введенням до неї не тільки родових, але й видових назв, наприклад, *Pinetum sylvestri-Cladoniosum alpestri* (сосновий ліс з *Pinus sylvestris* і наземним покривом з *Cladonia alpestris*).

Там, де важко виділити домінуючі види у першому або нижчих ярусах, використовують назви для групи видів *Mixthoherbetum* (переважання ряду видів різнотрав'я), *Herbosum* (переважання в нижньому ярусі трав), *Parvicaricetum* (переважання низьких осок). Для другої частини назви асоціації інколи використовують слова, що вказують на умови зростання: *Laricetum inundatum* (приурочений до заливних частин заплави), і *Fagetum subalpinum* (приурочений до субальпійського поясу) або *Fagetum nudum* (мертвопокривний буковий ліс без трав'янистого та мохового ярусів).

Другий спосіб, який використовується до сьогодні, був введений В.В. Альохінім (1928, цит. за: П.Д. Ярошенко, 1961) й полягає в переліку латинських назв рослин, домінуючих в окремих ярусах, розділених знаком "-" (тире), наприклад; *Pinus sylvestris-Vaccinium myrtillus-Pleurospermum austhacum*. Якщо ярус утворений двома домінантами, між ними ставиться знак "+" (плюс): *Picea abies+Quercus robur-Carex pilosa*. Якщо на протязі вегетаційного сезону у ярусі відбувається зміна домінантів, вони з'єднуються стрілкою: *Quercus robur→Corydalis cava+Anemona ranunculoides (Aegopodium podagraria)*. В асоціаціях зі змінними за роками домінантами останні з'єднуються між собою позначкою "-" (тире) .наприклад, *Bromus mollis+Elitrigia repens-Alopecurus pratensis*.

Отже, асоціація - це найменша одиниця класифікації, яка відносно добре виділяється фізіономічно, тобто за зовнішнім виглядом. Так, наприклад, на заплаві луці досить чітко виділяються фізіономічно однорідні ділянки: строката ділянка з великою кількістю квітучих дводольних, більш одноманітна ділянка з переважанням лисохвосту, яскраво-зелена ділянка з переважанням осок і т.д. Все це окремі асоціації: різнотравна, лихохвостова, осокова.

Виділення асоціацій за домінантами започатковано в працях фітоценологів Скандинавії, Росії, США.

Вищі одиниці класифікації рослинності виділялися за співвідношенням життєвих форм, яке визначає фізіономію угруповань.

Завдяки цьому такий підхід до класифікації рослинності дістав назву **фізіономічного**.

На сьогодні виділення вищих одиниць за фізіономічним принципом для позначення рослинності на дрібномасштабних картах практикується в усьому світі, а виділення асоціацій за домінантами – переважно в країнах колишнього радянського простору.

Асоціації об'єднуються у **групи асоціацій**, останні об'єднуються у **формації**, а формації – у **класи формацій**. За загальноприйнятою класифікацією В.В. Альохіна (1935, цит. за: В.В. Альохін, 1952) **клас формацій** – найвища одиниця класифікацій рослинного покриву земної кулі. До однієї формації включаються асоціації, в яких головний ярус утворений одним і тим же домінуючим видом. За цією ознакою можуть бути виділені формації ялини європейської, дуба звичайного, бука лісового, костриці червоної, біловуса стиснутого та ін. Формації – це зручні одиниці інвентаризації угруповань за переважаючим видом.

Наприклад: сосновий бір (з *Pinus sylvestris*) складається з декількох асоціацій. Спільним для них є наявність у нижньому прусі зеленого моху *Hylacomium*.

Ас. *Pinetum myrtillosum* (сосновий ліс з ярусом чорниці).

Ас. *Pinetum rhodococosum* (сосновий ліс з ярусом Гірусниці).

Ас. *Pinetum oxalidosum* (сосновий ліс з квасеницею).

Ці асоціації належать до групи асоціацій *Hilocomiosa*. Інша група асоціацій у наземному покриві має оленячий мох – лишайник *Cladoni* і називається *Cladoniosa*. Обидві групи належать до формації *Pineta sylvestris*, а названа формація відноситься до групи формацій Шпилькові ліси – *Aciculisilvae*, до класу формацій Шпилькові ліси і чагарники – *Acicuiilignosa*.

Важко виділяти формації при класифікації лучних угруповань, де домінанти можуть змінюватися за сезонами та роками (див. Розділ 5). З цієї причини виділяти формації можна тільки на таких луках, де домінанти займають стійке положення у ценозі і не змінюються з роками. Наприклад, у передгір'ї Карпат до висоти 400-500 м н.р.м. поширені формації костриць лучної, борознистої і овечої, райграсу високого, китника лучного, мітлиці тонкої, трищетинника жовтуватого, тимофіївки лучної, пірію повзучого, осоки лисячої, тонконога болотного та різнотрав'я.

На гірських луках (500-1250 м над рівнем моря) переважають формації костриці червоної, біловусу стиснутого, щучника дернистого, конюшини лучної, трясучки середньої та деякі інші.

На високогірних луках (до 2000 м над рівнем моря) зустрічаються формації біловусника стиснутого (65% площі високогірних лук Закарпатської області), костриць червоної та лежачої, осоки вічнозеленої та інших.

Т.О. Работнов (1978) вніс значний вклад у розвиток поняття про асоціацію і вважав, що встановлювати асоціації тільки за домінантами небажано через такі причини:

1. Домінанти, як правило, – це рослини з широкою екологічною амплітудою, здатні зростати і переважати у різних типах фітоценозів.
2. Домінування рослин оцінюється на підставі обліку участі рослини в надземній частині угруповання, а у багатьох видів (тундрових, пустельних) основна маса органів зосереджена під землею.
3. Ознака домінування стійка тільки у рослин з багаторічними пагонами (дерева, кущі, мохи, лишайники), а у трав'янистих рослин у багатьох типах фітоценозів домінування окремих рослин істотно змінюється як протягом вегетаційного сезону, так і з року в рік. Наприклад, в Монголі у степах під час посухи переважає ковила (*Stipa* sp.), а у вологі роки – цибуля (*Allium* sp.) (Лавренко, 1959). Нагадаємо, що рослини, які здатні домінувати в окремі роки, називаються ценофлюктуантами. Експлеренти здатні домінувати у роки порушення фітоценозів.
4. Інколи одна і та ж переважаюча рослина в трав'янистому ярусі характеризує, в одному випадку, віковий стан ценозу, а в іншому – особливості умов зростання.

Навіть за домінантами у всіх ярусах різні фітоценози можна помилково віднести до однієї і тієї ж асоціації. Наприклад, порівнюючи ялинники-чорничники в Родопських горах (Болгарія) з аналогічними ялинниками тайги Європейської частини Росії, Н.В. Диліс (1964, цит. за: Т.А. Работнов. 1978) відмітив, що за всіма трьома ярусами, які виділяються в обох випадках (деревний, утворений ялиною звичайною, трав'янисто-чагарничковий з чорниці та її супутників брусниці та ін., моховий ярус з *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*), вони аналогічні, й різниця є тільки у складі другорядних видів рослин.

Болгарські ялинники-чорничники існують в інших умовах, у порівнянні з тайговими: клімат тепліший, ґрунт під лісом майже не замерзає, атмосферних опадів до 1000 мм, ґрунти гірсько-лісові, непідзолисті. У тайзі клімат холодніший, опадів в 1.5 разів менше, ґрунти бідні, підзолисті. На зрубках у Болгарії ялина добре відновлюється, а в тайзі Євразії її зруби заростають березою або осикою і тільки під їх покривом відновлюється ялина. "Конвергенція", очевидно, була зумовлена схожими умовами підстилки – біогеоценотичного горизонту, що має важливе значення для лісових ценозів. Таким чином, подібні за домінантами фітоценози істотно різняться за своєю природою.

Б.М. Городков (1926) запропонував виділяти географічні варіанти в межах асоціацій (що виділяються за домінантами), які поширені в районах з особливими кліматичними умовами, що не усуває труднощів, які виникають під час виділення асоціацій за домінантами.

П.Д. Ярошенко (1961) запропонував розрізняти вузлові та короткочасні асоціації. Вузлові асоціації стійкі, довго існують на території без змін, а короткочасні асоціації існують на конкретному місці недовго. І вузлові, і короткочасні асоціації автор розділив на первинні і вторинні (утворені після вирубування, випасання, випалювання, розорювання, тобто – після діяльності людини). Наприклад, вузлові первинні асоціації – ялиник-квасеничник; вузлові вторинні асоціації – коли після вирубки вузлової первинної асоціації сосни з другим ярусом дуба розвивається дубовий ліс.

Короткочасні первинні асоціації – ті, що передують корінним (вузловим) й утворюються на молодих або нових місцезростаннях: на пісках, скелях, глинистих оголеннях.

До ознак, за якими треба виділяти асоціації, Т.О. Работнов (1978) включив наступні:

- 1) присутність і вираженість позаярусних синузій (наприклад, синузій ліан, епіфітів);
- 2) подібний мозаїчний склад;
- 3) одні й ті ж домінанти у відповідних ярусах;
- 4) віковий стан домінантів та склад їх ценопопуляцій;
- 5) подібний склад і подібна участь у складі фітоценозів видів з різними еколого-біологічними властивостями;
- 6) подібна сезонна мінливість;
- 7) подібна різнорічна мінливість;

- 8) подібний хід вікових змін, що дуже важливо при виділенні лісових асоціацій;
- 9) подібна реакція на близькі (природні чи антропогенні) впливи;
- 10) подібне положення у сукцесійних рядах;
- 11) подібний життєвий стан основних компонентів.

7.4. Флористичний підхід до класифікації рослинності або принцип Браун-Бланке

Ще в першій половині ХХ століття у багатьох наукових і колах виникла ідея класифікувати рослинність за ознакою присутності або відсутності груп видів, тобто за флористичним складом, незалежно від їх фізіономічної ролі. Ця ідея отримала найбільшу підтримку серед послідовників одного з найвідоміших фітоценологів ХХ століття Й. Браун-Бланке, яких у літературі називають сигматистами (від SIGMA, що означає скорочену назву, інституту створеного Браун-Бланке).

Близьких з Й. Браун-Бланке підходів дотримувався Л.Г. Раменський (Раменский и др., 1956, цит. за: Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг, 1978), який пропонував класифікувати рослинність не за домінантами, а за детермінантами, до яких він відносив види-індикатори умов середовища біля межі і екологічного ареалу (наприклад, костриця лучна у степових фітоценозах). П.С. Погребняк (1955) заклав основи класифікації рослинності за видами-індикаторами для лісової рослинності.

Асоціація у розумінні послідовників Й. Браун-Бланке – це набагато об'ємніша одиниця, ніж асоціація, виділена за домінантами. Сигматисти виділяють асоціацію за характерною комбінацією діагностичних видів. Серед діагностичних видів розрізняють константні (часто зустрічаються в асоціації, але не обов'язково пов'язані своїм екологічним діапазоном тільки з умовами середовища даного угруповання), вірні та диференціальні види. Диференціальні види схожі з детермінантами Л.Г. Раменського і в даному угрупованні вони лише частково реалізують свою екологічну нішу. Вірні види повністю приурочені до умов даного угруповання.

Сигматисти розрізняють п'ять ступенів вірності видів: від абсолютно вірних до випадкових (див. Розділ 4). Асоціації об'єднуються у вищі ступені синтаксономічної ієрархії: союзи, порядки і класи (табл. 2).

Фітоценотичні одиниці системи Браун-Бланке
(за В.Д. Александровою, 1969)

Ранг	Закінчення	Приклад із лучних угруповань
Клас	-etea	<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>
Порядок	-etalia	<i>Arrhenatheretalia</i>
Союз	-ion	<i>Arrhenatherion</i>
Асоціація	-etum	<i>Arrhenatheretum</i>
Субасоціація	-etosum	<i>Arrhenatheretum brizetosum</i>
Варіант	–	<i>Salvia</i> – варіант <i>Arrhenatheretum brizetosum</i>
Фація	-osum	<i>Arrhenatheretum brizetosum bromosum erecti</i>

Для цього використовується особлива система закінчень, ставиться автор і рік. Наприклад:

К. *Sedo-Scieranthetea* Br.-Bl.55

П. *Sedo-Scleranthetalia* Br.-Bl.55

С. *Polytricho-Festucion cinerea* Schub. 74

Ас. *Festuco-Veronicetum* Oberd. 57

Сигматисти у межах асоціації в окремих випадках виділяють дрібніші синтаксони: субасоціації, варіанти і фації. На останніх щаблях поділу флористичні відмінності між синтаксонами виражені мало і полягають у степені представленості діагностичних груп видів. Враховуються також і домінанти.

7.5. Еколого-флористичний аналіз фітоценозів за методикою Браун-Бланке

Як зазначалося вище, Й. Браун-Бланке та його послідовники використовують для класифікації фітоценозів лише одну ознаку – флористичний склад.

Класифікаційний аналіз угруповань школою Браун-Бланке традиційно проводився з використанням тільки табличного методу. На сьогодні розроблені програми для ЕОМ, що дозволяють аналізувати фітоценотичні матеріали за допомогою комп'ютерів (Wild, Orloci, 1983, цит. за: Ю.Н. Нешатаев, 1987).

При аналізі описів пробних площ рекомендується витримувати певну послідовність операцій, що забезпечує можливість переходу від синтетичного етапу до синтаксономічного аналізу. Останній завершує обробку даних, дозволяючи віднести ті чи інші групи фітоценозів до синтаксонів, прийнятих у системі Браун-Бланке.

Першу валову таблицю описів пробних площ складають без попереднього упорядкування видів. Починати потрібно із складання списку видів, що зустрілися під час всіх описів, та попереднього списку самих описів із зазначенням того, до якого таксону їх можна приблизно віднести.

На цьому етапі можна зробити оцінку константності видів за всією сукупністю описів. Це дозволить перейти до наступного етапу – складання зведеної таблиці, тобто таблиці сталості видів, у якій види будуть розміщуватися у порядку константності (табл. 3).

Слід пам'ятати, що чисельність висококонстантних видів, як правило, невелика, а малоконстантних – досягає великих значень.

Таблиця 3

Постійність видів на пробних площах середньоросійських лісостепових дібров (N=42) (за Ю.М. Нешатаєвим, 1978)

N	Види	Постійність, %	N	Види	Постійність, %
1	<i>Quercus robur</i> L.	100	43	<i>Falopia convolvulus</i> (L.) Love	10
2	<i>Aegopodium podagaria</i> L.	80	44	<i>Galium verum</i> L.	10
3	<i>Geum urbanum</i> L.	80	45	<i>Hypericum perforatum</i> L.	10
4	<i>Corylus avellana</i> L.	70	46	<i>Melica nutans</i> L.	10
5	<i>Clechoma hirsula</i> Waldst. et Kit.	70	47	<i>Poa angustifolia</i> L.	10
6	<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernch.	70	48	<i>Platago major</i> L.	10
7	<i>Acer campestre</i> L.	60	49	<i>Rubus caesius</i> L.	10
8	<i>Euonymus europaea</i> L.	60	50	<i>Silaum silaus</i> (L.) Schinz et Thell.	10
9	<i>Stellaria holostea</i> L.	60	51	<i>Swida sanguinea</i> (L.) Opiz	10
10	<i>Viola mirabilis</i> L.	60	52	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	10
11	<i>Acer platanoides</i> L.	50	53	<i>Vencetoxicum hirundinaria</i> Medik.	10
12	<i>Asarum europaeum</i> L.	50	54	<i>Achillea millefolium</i> L.	+

13	<i>Carex pilosa</i> Scop.	50	55	<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	+
14	<i>Euonymus verrucosus</i> Scop.	50	56	<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	+
15	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	50	57	<i>Alliria petiolate</i> (Bieb.) Cavara et Grande	+
16	<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	50	58	<i>Arctium tomentosum</i> Mill.	+
17	<i>Carex contigua</i> Hoppe.	40	59	<i>Aristolochia clematitis</i> L.	+
18	<i>Convallaria majalis</i> L.	40	60	<i>Carex michelii</i> Host.	+
19	<i>Galium aparine</i> L.	40	61	<i>Cephalanthera rubra</i> (L.) Rich.	+
20	<i>Tilia cordata</i> Mill.	40	62	<i>Fallopia dumetorum</i> (L.) Holub	+
21	<i>Urtica dioica</i> L.	40	63	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	+
22	<i>Asperula odorata</i> L.	30	64	<i>Lapsana communis</i> L.	+
23	<i>Fragaria vesca</i> L.	30	65	<i>Lathyrus sylvestris</i> L.	+
24	<i>Lysimachia nummularia</i> L.	30	66	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	+
25	<i>Rhamnus cathartica</i> L.	30	67	<i>Lotus corniculatus</i> L.	+
26	<i>Torilis japonica</i> (Houtt.) DC	30	68	<i>Milium effusum</i> L.	+
27	<i>Veronica chamaedys</i> L.	30	69	<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Claris.	+
28	<i>Viola suavis</i> Bieb.	20	70	<i>Origanum vulgare</i> L.	+
29	<i>Acer tataricum</i> L.	20	71	<i>Plantago media</i> L.	+
30	<i>Astragalus glycyphyllos</i> L.	20	72	<i>Prunella vulgaris</i> L.	+
31	<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) Beav.	20	73	<i>Prunus spinosa</i> L.	+
32	<i>Campanula trachelium</i> L.	20	74	<i>Rosa canina</i> L.	+
33	<i>Carex rhisina</i> Blytt.	20	75	<i>Scrophularia nodosa</i> L.	+
34	<i>Coronilla varia</i> L.	20	76	<i>Stachys sylvatica</i> L.	+
35	<i>Dactylis glomerata</i> L.	20	77	<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	+
36	<i>Mercurialis perennis</i> L.	20	78	<i>Trifolium hybridum</i> L.	+
37	<i>Poa nemoralis</i> L.	20	79	<i>Tr. lupinaster</i> L.	+
38	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	20	80	<i>Tr. montanum</i> L.	+
39	<i>Pyrethrum corymbosum</i> Scop.	20	81	<i>Tr. pratense</i> L.	+
40	<i>Vicia sepium</i> L.	20	82	<i>Tr. repes</i> L.	+
41	<i>Campanula rapunculoides</i> L.	10	83	<i>Veronica spicata</i> L.	+
42	<i>Crategus curvisepala</i> Lindm.	10	84	<i>Vicia cracca</i> L.	+
	–		85	<i>Viscana vulgaris</i> Bemb.	+

Якщо розподіл видів за класами константності відобразити на графіку, де вісь ординат показує кількість видів у кожному класі константності, а на осі абсцис будуть відмічені класи константності, то ми отримаємо характерну криву з стрімким підняттям у лівій частині та пологим спуском її до осі абсцис у правій (рис. 12).

Порівняно невелика кількість константних видів та видів середніх класів константності навіть при значній видовій різноманітності угруповань дібров включає лише найбільш значущі для класифікації угруповань види.

Після цього складається таблиця, у якій види розміщують у порядку зменшення константності, а угруповання – у порядку попереднього

ранжування за одним з важливих факторів середовища (наприклад, за зволоженням або родючістю ґрунту).

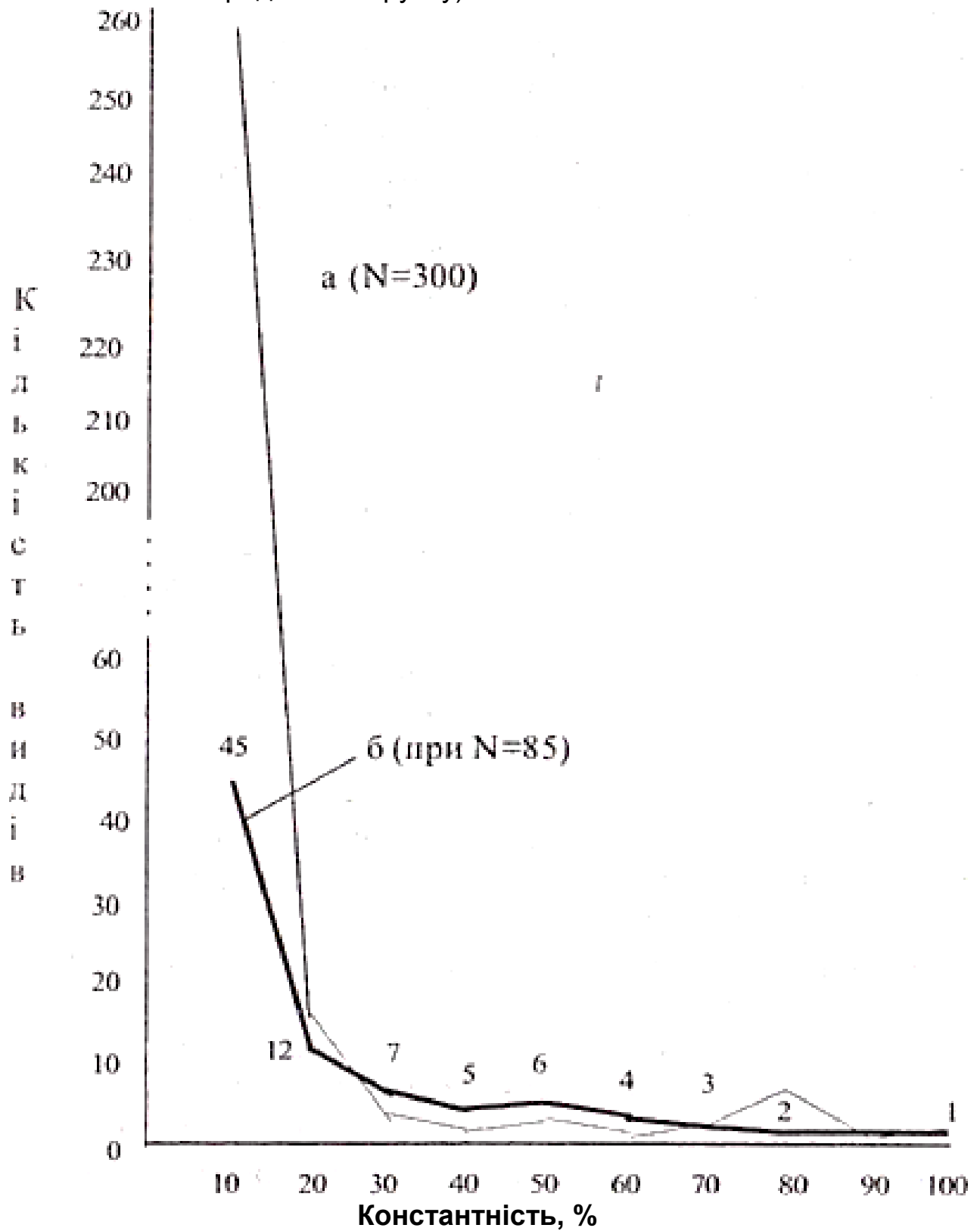


Рис. 12 Розподіл виднів рослин у лісостепових дібровах за класами константності (за Ю.Н. Нашатаєвим, 1987)

а – у межах всієї сукупності, а саме у 1300 описах пробних площ;

б – у межах 42 описів дібров(союзу, порядку);

N – кількість видів.

Для подальшого аналізу відбираються види з середньою константністю (від 10 до 70%), тобто, найбільш інформативні види, які дозволяють розділити масу описів на так звані синтаксономічні блоки. Відомо, що види, константність яких більше 70%, малоінформативні для виділення синтаксонів, а види, константність яких менше 10%, будучи характерними тільки для незначної кількості описів, часто не сприяють об'єктивному виділенню таксономічних груп фітоценозів. Це тим більше справедливо, якщо описів небагато (до 100) Здебільшого незначною буває і таксономічна різноманітність описів – через обмеженість еколого-фітоценотичного та географічного діапазону вибірки.

Отже, основна робота проводиться не з усіма рослинами, а тільки з так званою активною таблицею, до якої входять "підозрілі" щодо інформативності види середніх класів константності. Щоб отримати таку активну таблицю, достатньо перекопіювати середню частину попередньої таблиці 4 (її обмежують верхня та нижня горизонтальні лінії).

У активній частині таблиці зверху мають знаходитися номери описів пробних площ, оскільки після переміщення у ній описів доведеться зробити переміщення описів (тобто граф таблиці) і у її пасивній частині.

Перший етап роботи з активною таблицею сигматистів закінчується групуванням видів у блоки, які об'єднують схожі за зустрічністю та за екологією види.

Як вказує Ю.М. Нешатаєв (1987), групування видів краще починати з двох екологічно найвіддаленіших видів (один, наприклад, – гігромезофіт, а інший – ксеромезофіт). Шикуючи інші види активної таблиці між цими двома опірними видами, можна скласти попередній нарис їх розміщення. Розрізаючи таблицю горизонтально на смужки (тобто за рядками таблиці) та перекладаючи за подібністю видів у блоки, таблицю склеюють у новому порядку.

Таким чином досягається перший етап кластеризації, тобто виділення однорідних груп. Цей етап роботи можна виконати на ЕОМ, що зручніше і швидше. В результаті отримуємо так звану диференційну таблицю (табл. 4).

Таблиця 4

Фрагмент зведеної таблиці постійності видів з описів пробних площ
середньоросійських лісостепових дібров (N = 10)
(за Ю.М. Нешатаєвим, 1987)

№	Вид	Номер описів										Постійність, %
		9 2 9	9 1 0	1 4 2 1	9 2 5	1 0 3 3	1 7 7 6	1 3 9 3	1 0 3 5	9 0 1	1 4 0 7	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	<i>Quercus robur</i>	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	100
2	<i>Acer campestre</i>	3	2	1	1	2	2	1	1	3	1	100
3	<i>Aegopodium podagraria</i>	3	4	2	3	1	–	2	1	4	2	90
4	<i>Corylus avellana</i>	3	2	1	2	2	–	1	2	2	2	90
5	<i>Glechoma hirsuta</i>	1	2	1	2	1	–	1	1	1	1	90
6	<i>Lathyrus vernus</i>	1	1	1	1	1	–	1	1	1	1	90
7	<i>Stellaria holostea</i>	1	2	2	2	1	–	2	1	2	21	90
8	<i>Carex pilosa</i>	1	1	2	1	1	1	2	2	–	2	90
9	<i>Asarum europaeum</i>	2	2	1	1	1	–	1	1	2	1	90
10	<i>Viola mirabilis</i>	1	1	1	1	1	–	1	1	–	1	80
11	<i>Fraxinus excelsior</i>	1	1	1	1	1	–	1	1	–	2	80
12	<i>Carex contigua</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	–	–	80
13	<i>Geum urbanum</i>	1	2	–	2	1	–	–	1	2	1	70
14	<i>Pulmonaria obscura</i>	1	1	1	–	1	–	1	–	2	1	70
15	<i>Asperula odorata</i>	1	2	1	1	–	–	1	–	2	1	70
16	<i>Euonymus europaea</i>	1	–	1	1	–	–	1	1	–	1	60
17	<i>Acer platanoides</i>	1	–	1	1	–	–	1	–	1	1	60
18	<i>Lysimachia nummularia</i>	1	1	–	1	1	1	–	–	1	–	60
19	<i>Euonymus verrucosa</i>	–	–	1	–	–	–	1	1	1	1	50
20	<i>Tilia cordata</i>	1	–	1	1	–	–	1	–	–	1	50
21	<i>Viola suavis</i>	–	1	–	1	–	1	1	–	1	–	50
22	<i>Astragalus glycyphyllos</i>	–	2	–	2	1	–	–	1	1	–	50
23	<i>Torilis japonica</i>	–	1	–	1	–	1	–	–	1	–	40
24	<i>Brachypodium sylvaticum</i>	–	–	–	–	1	1	1	1	–	–	40
25	<i>Urtica dioica</i>	1	1	–	1	–	–	–	–	–	–	30
26	<i>Rhamnus cathartica</i>	–	–	1	–	–	–	1	–	–	1	30
27	<i>Veronica chamaedrys</i>	–	–	–	1	2	+	–	–	–	–	30
28	<i>Mercurialis perennis</i>	–	2	–	1	–	–	–	–	3	–	30
29	<i>Carex rhisina</i>	–	–	–	–	1	1	–	2	–	–	30
30	<i>Datylis glomerata</i>	–	–	–	–	1	1	–	1	–	–	30
31	<i>Acer tataricum</i>	–	–	–	–	1	2	–	1	–	–	30
32	<i>Fragaria vesca</i>	–	–	–	–	1	+	–	–	–	–	30
33	<i>Crataegus curvisepala</i>	1	–	–	–	–	–	–	–	+	–	20

34	<i>Convallaria majalis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	20
35	<i>Galium aparine</i>	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	10
36	<i>Pyrethrum corymbosum</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	10

- Примітки:**
- Оцінка проектованого покриття ґрунту наведена у балах (за Л.Г. Раменським 1938, цит. за: А.П. Шенніковим 1964:
1 – поодинокі, пр.п. 1-5%,
2 – розсіяно, пр.п. 6-25%,
3 – рясно, пр.п. 26-50%
4 – дуже рясно, пр.п. 51-75%,
5 – домінує, пр.п. 76-100%.
 - Між горизонтальними лініями розміщені види середніх класів постійності, цю частину таблиці сигматисти виділяють у самостійну таблицю, яку називають "активною таблицею".

Наступний етап роботи з активною таблицею, в якій види упорядковано розміщені у блоки, полягає у переставлянні описів (тобто стовпчиків таблиці). Для цього таблицю розрізають на вертикальні смужки й останні переставляють так, щоб кожній групі описів відповідав переважно який-небудь блок видів, які у інших групах описів зовсім не зустрічаються або присутні зрідка (табл. 5).

Потім цю упорядковану диференційну таблицю доповнюють зверху списком найбільш константних видів, взятих з пасивної частини валової таблиці (табл. 3), а знизу списком рідкісних видів, взятих теж з валової таблиці.

Після того, як для видів кожної виділеної групи описів будуть встановлені індекси їх константності (що вказує на ступінь "вірності" виду тій чи іншій синтаксономічній одиниці), така таблиця стає об'єктом синтаксономічного аналізу.

Для прикладу наводимо диференціюючу таблицю описів пробних площ середньоросійських лісостепових дібров асоціації *Fraxino-Quercetum* (за Ю.М. Нешатаєвим, 1987 – табл. 6).

Диференційні види розділяють асоціацію на дві субасоціації. Деровостану першої з них властива висока постійність липи серцелистої (*Tilia cordata*), ясеня (*Fraxinus excelsior*) та клена (*Acer platanoides*). У деревостані другої субасоціації всі ці види зустрічаються зрідка, особливо липа, зате для неї характерна постійна участь групи видів південнолісостепових дібров; ториліс (*Torilis japonica*), фіалка приємна (*Viola suavis*), вербозілля лучне (*Lyzimachia nunnularia*) та ін.

Таблиця 5

Упорядкована роздільна таблиця описів пробних площ фітоценозів лісостепових дібров, складена на основі активної частини загальної таблиці (за Ю.Н. Нешатаєвим, 1987)

№	Вид	Номер описів										Постійність, %
		9 2 9	1 2 2 1	1 3 9 3	1 0 4 7	9 1 0	9 2 5	9 0 1	1 0 3 3	1 7 7 6	1 0 3 5	
1	<i>Euonymus europaea</i>	1	1	1	1	–	1	–	–	–	1	60
2	<i>E. verrucosa</i>	–	1	1	1	–	–	1	–	–	1	50
3	<i>Tilia cordata</i>	1	1	1	1	–	1	–	–	–	–	50
4	<i>Rhamnus cathartica</i>	–	1	1	1	–	–	–	–	–	–	30
5	<i>Acer platanoides</i>	1	1	1	1	–	1	1	–	–	–	60
6	<i>Viola suavis</i>	–	–	1	–	1	1	1	–	1	–	50
7	<i>Astragalus glycyphyllos</i>	–	–	–	–	2	2	1	1	–	1	50
8	<i>Torilis japonica</i>	–	–	–	–	1	1	1	–	1	–	40
9	<i>Mercurialis perennis</i>	–	–	–	–	2	1	3	–	–	–	30
10	<i>Urtica dioica</i>	1	–	–	–	1	1	–	–	–	–	30
11	<i>Brachypodium sylvaticum</i>	–	–	1	–	–	–	–	1	1	1	40
12	<i>Carex rhizina</i>	–	–	–	–	–	–	–	1	1	2	30
13	<i>Dactylis glomerata</i>	–	–	–	–	–	–	–	1	1	1	30
14	<i>Acer tataricum</i>	–	–	–	–	–	–	–	1	2	1	30
15	<i>Veronica chamaedrys</i>	–	–	–	–	–	1	–	2	+	–	30
16	<i>Fragaria vesca</i>	–	–	–	–	–	–	–	1	+	–	20
17	<i>Asperula odorata</i>	1	1	1	1	2	1	2	–	–	–	70
18	<i>Pulmonaria obscura</i>	1	1	1	1	1	–	2	1	–	–	70
19	<i>Geum urbanum</i>	1	–	–	1	2	2	2	1	–	–	70
20	<i>Lysimachia nummularia</i>	1	–	–	–	1	1	1	1	1	–	60
21	<i>Crataegus curvisepala</i>	1	–	–	–	–	–	+	–	–	–	20

Примітка. Приуроченість груп видів до тих чи інших описів показана рамками.

Таблиця 6

Диференіююча таблиця описів пробних площ середньоросійських лісостепових дібров асоціації *Fraxino-Quercetum* (за Ю.М. Нешатаєвим, 1987)

Субасоціації	з <i>Tilia cordata</i>					з <i>Torilis japonica</i>					Постійність, клас, %	Постійність у лісостепових дібровах, %	
№ описів пробної площі	929	1397	1407	1412	1421	Постійність, клас, %	901	907	910	925			938
Урочище, район:	Шип.л.	Гор.	Гор.	Гор.	Гор.			Шип.л.	Шип.л.	Шип.л.	Шип.л.	Шип.л.	
Кількість видів	23	21	21	18	18								
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
А. Деревостан (вік, років)	100	150	150	150	150		100	100	100	100	100		
1. <i>Quercus robur</i>	5	5	5	5	5	V 100	5	5	5	5	5	V 100	100
2. <i>Acer platanoides</i>	1	1	1	1	1	V 100	1	–	–	1	1	III 80	50
3. <i>Fraxinus excelsior</i>	1	1	2	2	1	V 100	–	–	1	1	1	III 40	50
4. <i>Tilia cordata</i>	1	1	1	1	1	V 100	–	–	–	1	1	II 40	40
Б. Чагарники													
Види неморальних дібров													
5. <i>Corylus avellana</i>	3	1	2	1	1	V 100	2	2	2	2	1	V 80	70
6. <i>Acer campestre</i>	3	1	1	1	1	V 100	3	2	2	1	1	V 90	60
7. <i>Euonimus europaea</i>	1	1	1	1	1	V 60	–	–	–	1	–	I 30	50
8. <i>E. verrucosa</i>	–	1	1	1	1	IV 70	–	–	–	–	–	I 30	50
9. <i>Crategus curvisepala</i>	1	–	–	–	–	I 10	–	–	–	–	–	– 20	10

10. <i>Rhamnus cathartica</i>	–	1	1	1	1	IV 50	–	–	–	–	–	–	30
11. <i>Rosa canina</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	I 10	+
В. Травостой													
Види неморальних середньоросійських дібров													
12. <i>Aegopodiurn podagraria</i>	3	2	2	1	2	V 100	4	4	4	3	3	V 90	80
13. <i>Asperula odorata</i>	1	1	1	1	1	V 100	2	2	2	1	–	IV 60	30
14. <i>Geum urbanum</i>	1	–	1	–	–	II 40	2	1	2	2	–	IV 100	80
15. <i>Glechoma hirsuta</i>	1	1	1	–	–	III 80	1	1	2	2	1	V 100	70
16. <i>Lathyrus vernus</i>	1	1	1	1	1	V 90	1	1	1	1	1	V 60	70
17. <i>Viola mirabilis</i>	1	1	1	1	1	V 80	–	–	1	1	1	III 40	60
18. <i>Stellaria holostea</i>	1	2	2	2	2	V 100	2	2	2	1	2	V 100	60
19. <i>Carex pilosa</i>	1	2	2	2	2	V 100	–	1	1	1	1	IV 50	50
20. <i>Asarum europeum</i>	2	1	1	1	1	V 100	2	2	2	1	1	V 70	50
21. <i>Carex contigua</i>	1	1	–	1	1	IV 60	–	1	1	1	1	IV 70	40
22. <i>Pulmonaria obscura</i>	1	1	1	1	1	V 100	2	1	1	–	–	III 50	50
Види неморальних південно-лісостепових дібров													
23. <i>Torilis japonica</i>	–	–	–	–	–	–	1	1	1	1	1	V 100	30
24. <i>Viola suavis</i>	–	1	1	–	–	II 40	1	1	1	1	1	V 100	30
25. <i>Lysimachia nummularia</i>	1	–	–	–	–	I 10	1	1	1	1	2	V 100	30
26. <i>Mercurialis perennis</i>	–	–	–	–	–	– 10	3	2	2	1	–	IV 60	20
27. <i>Astragalus glycyphyllos</i>	–	–	–	–	–	–	1	1	2	–	–	III 70	20
28. <i>Campanula trachelium</i>	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	II 40	20
29. <i>Polygonatum multiflorum</i>	–	–	–	–	–	– 10	1	–	–	–	–	I 20	20
30. <i>Hypericum perforatum</i>	–	–	1	–	–	I 10	1	–	–	–	–	I 40	10
31. <i>Lapsana communis</i>	1	–	–	–	–	I 10	–	–	–	–	–	– 20	+
32. <i>Moehringia trinervia</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	I 30	+
33. <i>Fallopia convolvulus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	I 30	+
34. <i>Scrophularia nodosa</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	I 20	+
35. <i>Stachys sylvatica</i>	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	I 10	+
36. <i>Cephalanthera rubra</i>	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	I 10	+
Види березняково-неморальних сарматських дібров													
37. <i>Brachypodium sylvaticum</i>	–	1	–	–	–	I 10	–	–	–	–	–	–	20

Вииди рудеральних нітрофільних дібров													
38. <i>Galium aparine</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	I 30	40
39. <i>Urtica dioica</i>	1	–	–	–	–	I 10	–	1	1	1	–	III 50	40
40. <i>Rubus caesius</i>	1	–	–	–	–	I 10	–	–	+	–	–	I 10	10
Вииди березнякових пристепових дібров													
41. <i>Fragaria vesca</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	– 20	30
42. <i>Veronica chamaedrys</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	I 20	30

Примітки:

1. Назви урочищ дані у скороченому виді: Шип.л. – діброва "Шиповий ліс", Воронежська обл.; Гор. – Городнищенське лісництво Олексіївського лісгоспу, Белгородська обл.
2. Високп постійність диференційних видів в угрупованнях субасоціації обведена рамкою.

В результаті синтаксономічного аналізу всієї сукупності описів створюється оглядова або синоптична таблиця, де до груп вихідних описів віднесені певні диференційні види, а серед видів високої константності намічаються групи характерних видів, спільні для вищих таксономічних одиниць (класів та порядків).

Приклад складання оглядової (синоптичної) таблиці для асоціацій середньоросійських лісостепових дібров класу *Quercus-Fagetea* наведений у табл. 7.

Блоки видів служать діагностичним засобом для виділення синтаксономічних одиниць того чи іншого рангу (асоціації, субасоціації, фації). Таким чином, ці блоки виступають у якості диференційних видів і, нарівні з характерними видами одиниць більш високого рангу, дозволяють співставляти отримані синтаксони з раніше описаними у літературі еталонами.

Нагадаємо, що для еталонів повинні вказуватися і автор, і рік видання. Школою Браун-Бланке розроблені правила опису нових синтаксонів та присвоєння їм номенклатурних назв. Для назви кожного синтаксону використовується відповідний латинський суфікс (див. табл. 2).

Нагадаємо, що виділяючи одиниці середнього рангу (від асоціації до союзу) сигматисти враховують характерні та диференційні види, а одиниці вищого порядку (порядок, клас, групи класів) визначають за фізіономічними ознаками.

Таблиця 7

Оглядова (синоптична) таблиця асоціацій середньоросійських лісостепових дібров класу *Quercus-Fagetea* (за Ю.М. Нешатаєвим, 1987)

Порядок:	<i>Fagatelia</i>			<i>Pyratelia</i>	
Союз:	<i>Fraxino-Quercion</i>			<i>Pyro-Quercion</i>	
№ асоціації:	1	1	2	3	4
Кількість описів:	5	5	5	5	5
1	2	3	4	5	6
Характерні види класу					
<i>Quercus robur</i>	V 5	V 5	V 5	V 5	V 5
<i>Corylus avellana</i>	V 1-2	V 2	IV 2	II 2	IV 1
<i>Aegopodium podagraria</i>	V 1-3	V 3-4	IV 1	IV 2-3	V 2
<i>Geum urbanum</i>	II 1	IV 2	III 1	V 1	IV 1

<i>Lathyrus vernus</i>	V 1	V 1	IV 1-2	III 1-2	II 2
<i>Viola mirabilis</i>	V 1	III 1	IV 1	III 1	IV 2
<i>Stellaria holostea</i>	V 2	V 2	IV -1	IV 1-3	-
<i>Glechoma hirsuta</i>	III -1	V 1-2	IV 1	III -2	I -2
Порядок Fagetalia					
<i>Acer campestre</i>	V 1	V 1-2	V 2	III -1	-
<i>Carex pilosa</i>	V 2	IV 1	V 1-2	-	-
<i>Asarum europaea</i>	V 1	V 2	IV 1	II -2	-
<i>Carex contigua</i>	IV 1	IV 1	VI -2	I -1	-
<i>Pulmonaria obscura</i>	V 1	III -1	III -1	II -1	-
<i>Fraxinus excelsior</i>	V 1-2	III -1	III -1	II -1	-
Асоціація 1					
<i>Acer platanoides</i>	V 1	III -1	I -1	II -1	-
<i>Asperula odorata</i>	V 1	IV 2	-	I -2	-
<i>Hypericum perforatum</i>	I -1	I -1	-	-	I -1
Субасоціація 1					
<i>Tilia cordata</i>	V 1	II -1	II -1	I -1	-
<i>Euonymus europaea</i>	V 1	I -1	I -1	II -1	II -1
<i>Euonymus verrucosa</i>	IV -1	I -1	III -1	II -1	II -2
<i>Rhamnus cathartica</i>	IV -1	-	-	-	IV -1
<i>Lapsana communis</i>	I -1	-	-	-	-
Субасоціація 2					
<i>Torilis japonica</i>	-	V 1	II -1	I -1	-
<i>Viola suavis</i>	II -1	V 1	III -1	-	-
<i>Lysimachia nummularia</i>	I -1	V 1	II -1	-	I -2
<i>Mercurialis perennis</i>	-	IV 1-3	-	II -1	-
<i>Astragalus glycyphyllos</i>	-	III 1-2	IV -1	I -1	-
<i>Campanula trachelium</i>	-	II -1	II -1	-	-
<i>Moehringia trinervia</i>	-	I - +	-	-	-
<i>Scrophularia nodosa</i>	-	I -1	I -1	-	-
<i>Stachys sylvatica</i>	-	I -1	-	-	-
Асоціація 2					
<i>Acer tataricum</i>	-	-	V 1	-	-
<i>Carex rhizina</i>	-	-	V 1	-	-
<i>Dactylis glomerata</i>	-	-	V 1	-	I -2
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	I -1	-	IV 1	-	-
<i>Poa nemoralis</i>	-	-	I -1	I -1	II -1
<i>Metica nutans</i>	-	-	II -1	-	-
<i>Poa angustifolia</i>	-	-	II -1	-	-
<i>Sitium silaus</i>	-	-	II - +	-	-
Порядок Pyretalia					
<i>Pyrus communis</i>	-	-	-	I - +	V 1
<i>Rubus idaeus</i>	-	-	-	II -1	II -2
<i>Convallaria majalis</i>	-	-	I -1	III -2	V 2
Асоціація 3					
<i>Galium aparine</i>	-	I -1	II -1	V 1-2	-

<i>Urtica dioica</i>	I –1	III –1	–	V 1	I –1
<i>Rubus caesius</i>	I –1	I –1	–	II –1	–
<i>Sonchus arvensis</i>	–	–	–	I –2	–
<i>Cucubatis baccifer</i>	–	–	–	I –1	–
<i>Leonurus cardiaca</i>	–	–	–	I –1	–
<i>Lamium maculatum</i>	–	–	–	I –1	–
<i>Cardamine impatiens</i>	–	–	–	I – +	–
Асоціація 4					
<i>Fragaria vesca</i>	–	–	II –1	–	V 1-2
<i>Veronica chamaedrys</i>	–	I –1	II –2	–	V 1-2
<i>Carex montana</i>	–	–	–	II –1	IV –1
<i>Melampyrum nemorosum</i>	–	–	–	I –1	III 2
<i>Phlomis tuberosa</i>	–	–	–	–	III 1
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	–	–	–	–	III 1
<i>Pyrethrum corimbosum</i>	–	–	II –1	–	III 1
<i>Clematis recta</i>	–	–	–	I – +	II –1
<i>Brachypodium pinnatum</i>	–	–	–	–	II –1
<i>Nepeta pannonica</i>	–	–	–	–	II –1
<i>Galium boreale</i>	–	–	–	–	II –1
<i>Serratula tinctoria</i>	–	–	–	–	II –1
<i>Betonica officinalis</i>	–	–	–	–	II –1
<i>Primula veris</i>	–	–	–	–	II –1
<i>Tralictum minus</i>	–	–	–	–	II –1
<i>Galium verum</i>	–	–	1 – +	–	II –1
<i>Geum rivale</i>	–	–	–	–	II – +
<i>Filipenduia vulgaris</i>	–	–	–	–	II – +
<i>Vincetoxicum laxum</i>	–	–	–	–	II – +
Кількість видів:	27	33	38	37	38

- Примітки:**
- У рядках римськими цифрами позначені класи постійності, арабськими – бали проективного покриття, де "–1" означає від 0 до 1 балу, "–2" – від 0 до 2 балів.
 - Висока постійність диференційних видів в угрупованнях різних синтаксономічних одиниць відмічена рамками.

7.6. Класифікація різних типів рослинності

7.6.1. Класифікація типів лісу за В.М. Сукачовим. Еколого-фітоценотичні ряди

Засновниками російської лісової типології були Н.К. Генко (1889), І.І. Гуторович (1887), Г.Ф. Морозов (1949) (цит. за: П.Д. Ярошенко, 1961) та ін. З одного боку – вони були попередниками В.М. Сукачова, який вивчав лісові біогеоценози, а з іншого – їх розробки вилилися в систему типів лісу, розроблену українськими лісівниками Є.В. Алексеєвим та П.С. Погребняком. М.В. Сукачов вважав, що якщо кожна асоціація або тип лісу характеризує окремі умови середовища, то декілька близьких асоціацій мають характеризувати умови середовища у ширших межах. У зв'язку з цим за групами асоціацій можна класифікувати типи місцезростань. Слід зазначити, що у колишньому СРСР багато фітоценологіє були прихильниками положення ранніх робіт В.М. Сукачова, у яких тип лісу ототожнювався з рослинною асоціацією. Внаслідок цього у лісовій типології розвиток фітоценологічного напрямку довгий час створював ілюзію, що можливо отримати достатню екологічну інформацію про тип лісу тільки на основі аналізу видового складу та структури рослинних угруповань.

Пізніше у більшості робіт, з моменту подолання однобічного сприйняття лісу як синоніму рослинної асоціації, використання ботанічних ознак та ознак місцезростання (включаючи ґрунтови) відбувається комплексно, одночасно, від збору матеріалу до складання діагнозу основних одиниць.

Ялинові ліси північної половини Європейської частини колишнього СРСР В.М. Сукачов (1931, цит. за: П.Д. Ярошенко, 1961) поділив на п'ять груп асоціацій, що відповідають п'яти типам умов зростання.

Групи асоціацій :

1. Ялинники зеленомохові – *Piceeta hylocomiosa* (на добро дренованих, багатих суглинкових, глинистих, незаболочених ґрунтах).
2. Ялинники довгомохові – *Piceeta polytrichosa* (на слабо дренованих, заболочених ґрунтах).
3. Сфагнові ялинники – *Piceeta sphagnosa* (на недренованих, заболочених ґрунтах).

4. Болотно-трав'янисті ялинники – *Piceeta uliginoso-herbosa* (на заболочених ґрунтах, але з протічною водою).
5. Складні ялинники – *Piceeta composita* (на багатих, добре дренованих ґрунтах, як правило, з близьким заляганням вапняків).

Кожна з цих груп складається з ряду асоціацій або типів лісу. Наприклад, у групі ялинників зеленомохових виділяються три асоціації;

- 1) ялинник-квасеничник – *Piceetum oxalidosum*;
- 2) ялинник-чорничник – *Piceetum myrtillosum*;
- 3) ялинник-брусничник – *Piceetum vaccinosum*.

У кожній групі типів лісу є один стрижневий тип, що найбільш повно виражає властивості даної групи.

Інші типи даної групи більш-менш близькі до стрижневого і разом з тим виявляють зв'язки з типами іншої групи, утворюючи перехід від однієї групи до іншої. Всі групи можуть бути виражені у вигляді еколого-фітоценотичних рядів, що відображають ступінь близькості між собою як окремих типів, так і груп типів, тобто груп асоціацій.

Система таких рядів ялинників, складена В.М. Сукачовим, показана на рис. 13.

В цій системі прийнято вважати, що стрижневою групою ялинових типів є група *Piceeta hylocomiosa*, а стрижневим типом цієї групи є тип *Piceetum oxalidosum*, який найповніше виражає всі властивості ялинового лісу. Тут, як вказує автор, роль ялини, як основної складової (едафікатора) асоціації, виражена найсильніше.

Від цього типу, стрижневого для всіх ялинових лісів Півночі, йдуть чотири ряди:

Ряд А йде до *P. vaccinosum* і характеризується збільшенням сухості ґрунту, без покращення його мінерального складу, навіть з деяким його збідненням.

Ряд В йде через *P. myrtillosum* та *P. polytrichosum* до *P. sphagnosum* і характеризується збільшенням зволоженості і погіршенням ґрунтової аерації.

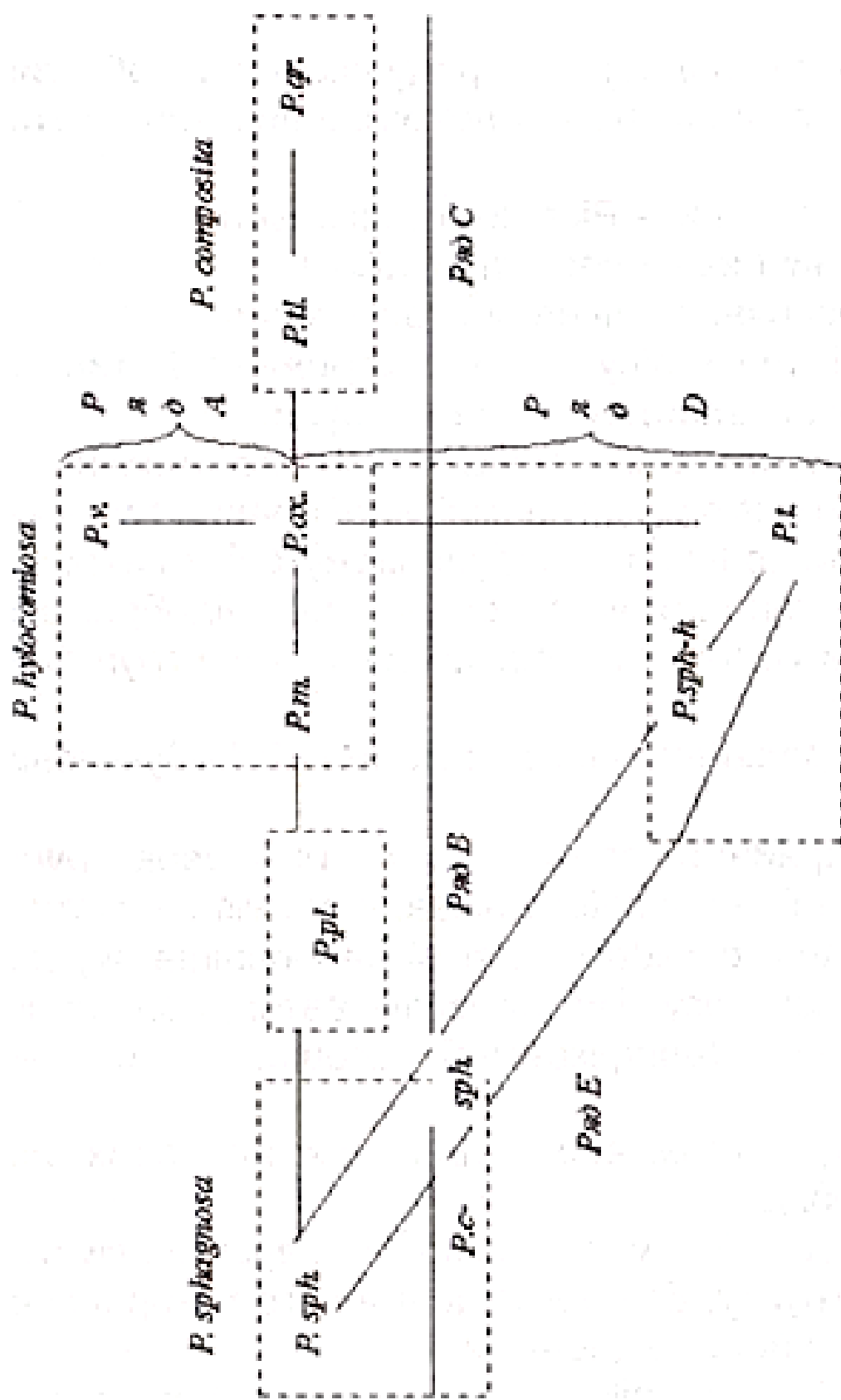


Рис. 13 Схема еколого-фінотичних рядів типів ялинових лісів (за В.М.Сужачовим, 1928, цит. за: П.Д.Ярошенко, 1969):

P.ox. - *P.oxalidosum*; *P.m.* - *P.murtillosum*; *P.v.* - *P.vaccinosum*; *P.pl.* - *P.polytrichosum*; *P.sph.* - *P.sphagnosum*; *P.c.sph.* - *P.cariceto-sphagnosum*; *P.tl.* - *P.tiliosum*; *P.qf.* - *P.queretosum*; *P.f.* - *P.fontanale*; *P.sph.-h.* - *P.sphagno-herbosum*.

Ряд С йде через *P. tiliosum* до *P. quercetosum* і характеризується збільшенням родючості ґрунту та покращенням аерації.

Ряд D йде до *P. fontanale* і виражає посилення положення за рахунок протічної води. *P. fontanale* – так званий біляструмковий ялиник.

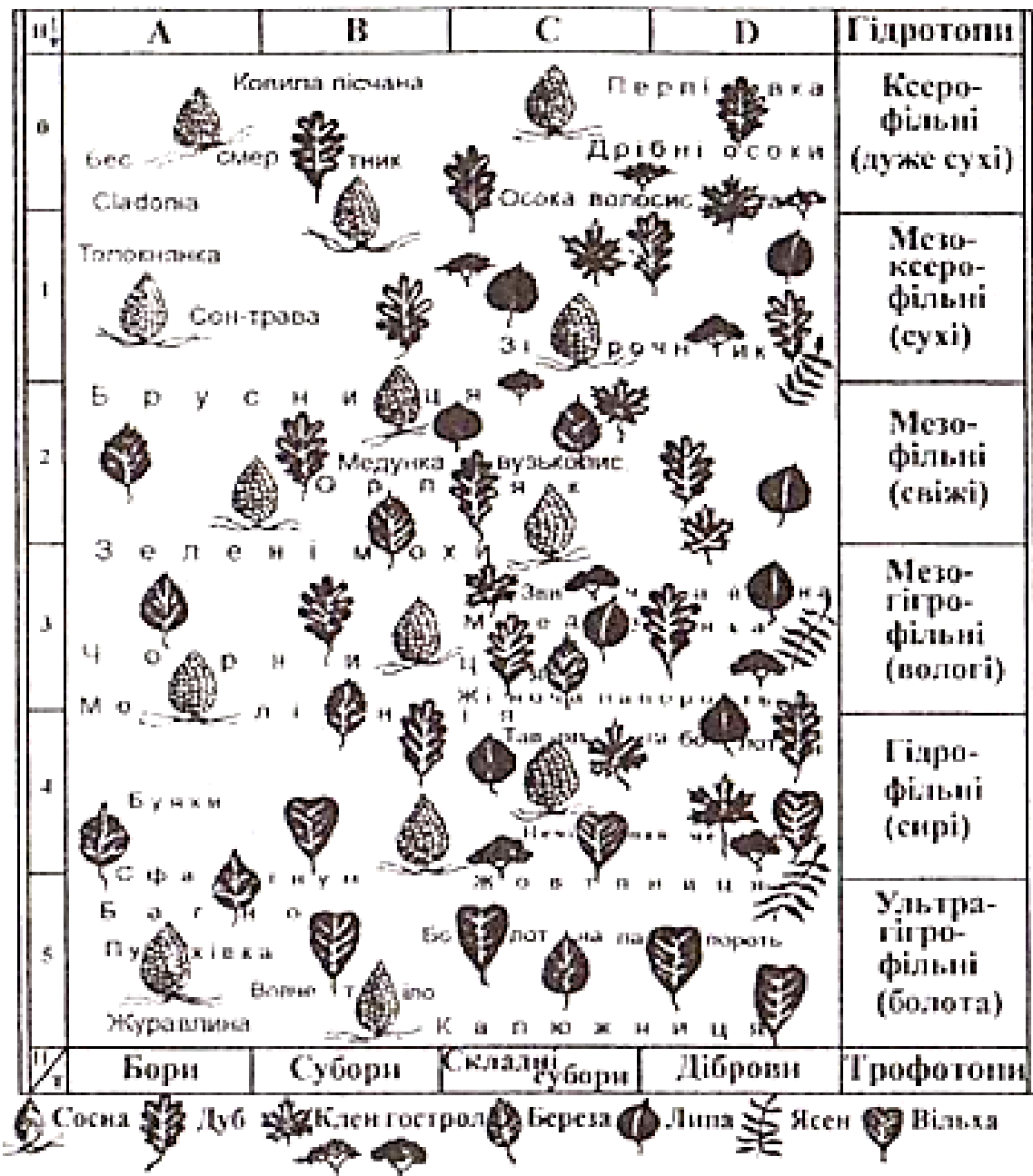
П'ятий ряд E, представлений типами *P. sphagnoso-porbosum* та *P. caricoso-sphagnosum*. Ці типи утворюють переходи від біляструмкового ялиника до сфагнового і характеризуються перехідними місцезростаннями.

7.6.2. Типи лісів за Є.В. Алексєєвим-П.С. Погребняком

Виступаючи проти "еколого-фітоценотичних рядів" та "узагальненої системи типів лісу" В.М. Сукачова, П.С. Погребняк (1955, цит. за: П.Д. Ярошенко, 1961) справедливо вказував на те, що у цих схемах не прийняті до уваги змішані ліси. Замість еколого-фітоценотичних рядів В.М. Сукачова автор запропонував "едафічну сітку", доповнивши положення С.В. Алексєєва, сформульоване у 1925 р. Це положення полягає в тому, що в основу класифікації "повинні бути покладені едафічні осі, що зумовлюють місцеву різноманітність лісів". П.С. Погребняк підкреслював, що едафічну сітку будують з метою в'яснити, які зміни відбуваються у складі та продуктивності лісу внаслідок зміни зволоження та родючості ґрунтів. Вона показує як вплив кожного фактора різної інтенсивності зокрема, так і їх спільний вплив у різних комбінаціях (Погребняк, 1955).

За родючістю ґрунту у схемі Є.В. Алексєєва-П.С. Погребняка розрізняють бори, субори, складні субори та діброви. На рис. 14 зображена едафічна сітка (класифікаційна схема) лісів за П.С. Погребняком.

Ця двовимірна сітка відображає на одній координаті зміну багатства ґрунту (трофності), на іншій координаті – зміну зволоження. Окремі члени "трофогенного ряду" (A, B, C, D) є трофотопами, а окремі члени "гігрогенного ряду" (0, 1, 2, 3, 4, 5) – гігротопами.



Куці ксерофільні і мезофільні

Рис. 14 Едафічна сітка типів лісу Полісся та Лісостепу (за П.С. Погребняком, 1955)

Умовні позначення: 0-5 – позначення гідротопів; А-Д – позначення трофотопів.

Деревні породи: с. – сосна, д. – дуб, к. – клен гостролистий, б. – береза, л. – липа, я. – ясінь, в. – вільха, кс. – чагарники ксерофільні, км. – чагарники мезофільні.

За такою класифікацією кожна ділянка лісу є одночасно і едафо-, і гігротопом. По суті, ці дві класифікаційні одиниці є двома сторонами одного і того ж місцезростання – едатопа. Класифікація дає масштаб для оцінки ґрунтової родючості місцезростань за складом біоценозу. Головним критерієм для віднесення даної ділянки до того чи іншого едатопу є рослинність.

Нижче наводимо коротку характеристику типів лісу за Є.В. Алексєєвим-П.С. Погребняком.

1. **Група А** – бори. Ліси на найбідніших ґрунтах. Природні корінні насадження соснові, з домішкою берези, у південних борах – значно пригніченого дуба, а у північних – розрідженого ярусу ялини. Група А включає підгрупи від А0 до А5, тобто від найсухіших до заболочених ґрунтів.
2. **Група В** – прості субори. Ліси на відносно бідних ґрунтах. Природні корінні насадження змішані: на півночі сосново-ялинові, на півдні – сосново-дубові, а в зоні спільного поширення ялини та дуба сосново-дубово-ялинові. Група також включає підгрупи від В0 до В5.
3. **Група С** – складні субори (сугрудки, сурамені). Ліси на ґрунтах, що займають за родючістю проміжне положення між простими суборами (група В) та дібровами (група Д). Корінні насадження – змішані багатоярусні хвойно-листяні насадження: у північній частині лісової зони переважають ялина та сосна; у північно-східній – ялина, ялиця, сосна, модрина; у південній та південно-західній – сосна, ялина, дуб (підгрупи С0 - С5).
4. **Група Д** – діброви, бучини, рамені. Ліси на родючих ґрунтах. Корінні насадження характеризуються особливою різноманітністю деревних порід. В цю групу включені діброви, ялинники (рамені), бучини та інші, які об'єднуються ознакою високої ґрунтової родючості та переважаючим мезотрофним складом рослинності.

Перевагою принципу П.С. Погребняка над схемою В.М. Сукачова є можливість відобразити на едафічній сітці всі варіанти класифікованої рослинності. З іншого боку, її двовимірність звужує можливість ординації, в той час як схема В.М. Сукачова, до якої завжди можна додати будь-яку кількість осей, дозволяє врахувати градієнти не за двома факторами, а за більшою їх кількістю. Основною відмінністю класифікації П.С. Погребняка від класифікації В.М. Сукачова є те, що в один тип лісу П.С. Погребняка об'єднуються разом з корінними всі ті фітоценози, які пов'язані з ним як його похідні, причому до одного типу лісу входять не тільки лісові ділянки, але й такі, де лісу немає (зруби, згарища, пасовища). Таким чином, типом лісу П.С. Погребняк називає всі сукцесійно пов'язані серії рослинних угруповань, яким властивий один окремий тип корінного насадження.

7.6.3. Класифікації та коротка фітоценотична характеристика лісів Закарпатської області

В основу класифікації лісів Закарпатської області була покладена схема П.С. Погребняка.

У Закарпатській області зустрічаються такі основні типи лісів: дубові, дубово-грабові, вільхові, букові і хвойні. У зв'язку з тим, що між ґрунтами низовини і передгір'їв була виявлена значна різниця у наявності рухливих поживних елементів (Вернандер, Скорина, 1947, 1951, цит. за: Ф.О. Гринь, 1954), дубові ліси були розділені на низовинні та передгірні.

Наводимо класифікацію лісів Закарпатської області.

I. Дубові ліси Закарпатської низовини

1. Свіжі дубові ліси (діброви). Зустрічаються тільки на околицях м. Берегово. Найхарактернішим рослинним угрупованням є асоціація дуба звичайного з конвалією і фіалкою лісовою (*Quercetum convallario-violosum*).
2. Вологі діброви – пануючий тип дубових лісів на Закарпатській низовині. Найбільш характерне рослинне угруповання – дубовий ліс з пануванням у трав'янистому покриві осоки трясучковидної (*Quercetum caricosum*).
3. Сирі діброви. Типове угруповання – дубовий ліс з гадючником оголеним (*Quercetum denudato-filipendulosum*).

Дубові ліси передгір'їв

1. Сухуваті судіброви – займають круті південні схили від м. Ужгород до Хустських воріт. Характерні угруповання: дубняки з осокою волосистою (*Quercetum caricosum*), кінським часником (*Quercetum alliarosum*) та ін.
2. Свіжі судіброви. Представлені в районі Мармароської улоговини в Хустському районі. Найтипніше угруповання – дубняки з орляком звичайним (*Quercetum pteridiosum*).

Найпоширенішими типами дубових лісів у Закарпатті є вологі діброви, а свіжі та сирі діброви представлені в меншій мірі.

II. Дубово-грабові ліси

1. Сухуваті груди. Зустрічаються в околицях міст Ужгорода, Мукачева, Виноградова та Берегова. Найхарактерніша асоціація – дубово-грабовий ліс з осокою волосистою (*Querceto-Carpinetum caricosum*).

2. Свіжі груди. Поширені, в основному, в передгір'ях. Найтипніше угруповання – дубово-грабовий ліс з пануванням у трав'янистому покриві анемони дібрової (*Querceto-Carpinetum anemonosum*).

III. Вільхові ліси

На території Закарпатської області зростає два види вільхи: вільха клейка (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) та вільха сіра (*A. incana* (L.) Moench). До вільхових лісів О.Ф. Гринь (1954) відносив і високогірні ліси з душекії зеленої (*Duschekia viridis* (Chaix) Opiz), яку називають вільхою зеленою (*Alnus viridis* (Chaix) DC.). Душекія зелена поширена в субальпійському поясі. Вільхи клейка і сіра місцями утворюють чисті зарості вздовж найголовніших річкових артерій, а на низовині, далі від річок, окремими куртинами серед лісових масивів. Вільхові ліси за Д.В. Воробйовим та П.С. Погребняком (1929, цит. за: О.Ф. Гринь, 1954) належать до лісових низинних боліт.

У передгірних та гірських вільшняках домінує вільха сіра. Трав'янистий покрив утворений кременою білою (*Petasites albus* (L.) Gaertn.), страусовим пером (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.), жовтецем повзучим (*Ranunculus repens* L.) та ін.

IV. Букові ліси – найбільш поширена лісова формація в Закарпатській області.

1. Сухі бучини найчастіше представлені асоціаціями бучини осокової (*Fageta caricosa*) та бучини кострицевої (*Fageta festucosa*).
 2. Свіжі бучини. Найпоширеніші асоціації: бучина маренкова (*Fagetum asperulosum*), бучина розхідниково-маренкова (*Fagetum glechomo-asperulosum*), бучина папоротево-маренкова (*Fagetum dryopteridoso-asperulosum*) та ін.
 3. Вологі бучини представлені трьома групами асоціацій: бучини квасеницеві (*Fageta oxalidoso*), бучини папоротеві (*Fageta athyriosa*) та бучини аденостилесові (*Fageta adenostylidoso*).
 4. Сирі бучини зустрічаються, головним чином, в улоговинах та в місцях виходу ґрунтових вод і представлені тільки однією групою асоціацій – бучини кременеві (*Fageta petasitidoso*).
- ### V. Хвойні ліси. Поширені в гірських районах і утворені, в основному, ялиною європейською (*Picea abies* (L.) Karst.). Іноді

трапляється ялина біла (*Abies alba* Mill.), сосна кедрова (*Pinus cembra* L.), і, зрідка, модрина польська (*Larix polonica* Racib.).

1. Буково-ялицеві ліси:

а) свіжі буково-ялицеві ліси. Найтипніше угруповання буково-ялицевий ліс з переважанням у трав'яному ярусі маренки запашної та осоки волосистої (*Fageto-Abietum asperuloscnricosum*);

б) вологі буково-ялинові ліси. Поширена асоціація буково-ялиновий ліс з переліскою багаторічною (*Fageto-Abietum mercurialidosum*);

в) сирі буково-ялицеві ліси. Характерне угруповання буково-ялицевий ліс з кременою білою та безщитником жіночим у трав'яному покриві (*Fageto-Abietum petasitoso-filicosum*).

2. Ялинові ліси. Верхня межа ялинового лісу в Карпатах 1150-1300 м над рівнем моря:

а) свіжі ялинники. Характерні угруповання – ялиновий ліс з маренкою запашною (*Piceetum asperulosum*) та переліскою багаторічною (*Piceetum mercurialidosum*);

б) вологі ялинники. Найбільш характерна група асоціацій - ялинові ліси з квасеницею звичайною (*Piceeta oxalidosa*);

в) сирі ялинники. Характерне угруповання - ялиновий ліс з кременою білою (*Piceetum petasitidosus*);

г) зелено-мохові ялинники. Трапляються головним чином біля верхньої межі лісу. Характерна асоціація - ялинник з чорницею і зеленими мохами (*Piceetum myrtilloso-hylocomiosum*)

7.6.4. Класифікація та коротка фітоценотична характеристика степової рослинності

Степи (*Steppa*) і луки (*Prata*) відносяться до трав'янистої рослинності. Степові і лучні угруповання складаються, переважно, з багаторічних трав'янистих рослин; відмінності між ними полягають у тому, що степові фітоценози сформовані, в основному, ксерофітними багаторічними, а лучні – мезофітними багаторічними рослинами (Шенніков, 1938, цит. за: П.Д. Ярошенко, 1969). Крім того, у флористичному складі степів помітну роль відіграють синузії однорічників

(в тому числі і ефемерів), ефемероїдів, частково лишайників та наземних водоростей. Синузії мохів добре розвинені як на деяких луках, так і у деяких степах.

Найбільш близькі до степів остепнені луки (підтип луків за О.П. Шенніковим).

Зупинимося коротко на історії класифікації степів.

Вперше питання про типи степів розглядалося С.І. Коржинським (1888-1891). У своїй класичній праці про північну межу чорнозему на сході Європейської частини Росії він встановив чотири основні степові "формації", а саме: лучний, чагарниковий, ковиловий і кам'янистий степи. Перші три "формації" були виділені за морфолого-флористичним принципом, а остання – за топологічним.

У 1908-1915 рр. Г.І. Висоцький чітко розділив ковилові степи на більш північні – "широколистяний ковильник" та більш південні – "вужколистий ковильник" та "сірий ковильник".

П.М. Крилов (1916, цит. за: Є.М. Лавренко, 2000) досліджував степи західної частини колишньої Томської губернії і запропонував розчленування степової зони Західного Сибіру на підзони, яке визнавав і Є.М. Лавренко. Але запропонована П.М. Криловим номенклатура цих підзон, і частково, деякі аспекти методики виділення "типів" степів були розкритиковані Б.А. Келлером (1916). П.М. Крилов, по суті, не відмежовував степи від луків, і навіть найбільш південні "безлісо-лучні" (за його термінологією) степи називав "луками". В основу методики виділення основних типологічних одиниць степів П.М. Крилова (1916) покладений облік відсоткового співвідношення степових та лучно-лісових форм.

Б.А. Келлер (1916) формулював принципи типології степів таким чином: *"на перше місце повинні бути висунуті відмінності в екологічному характері відповідних типів рослинності за найголовнішими її елементами"* (цит. за: Є.М. Лавренко, 2000, с. 50). Б.А. Келлер розділив лучні степи на різнотравно-лучні та дернинно-лучні степи.

В.В. Альохін (1952) розділив степи на два основні типи: 1) "північні степи" (або різнотравно-широколистяно-злакові степи) та 2) "південні степи". Перші охоплюють степи лісостепової зони, а другі – степи власне степової зони. Але, як відмічає Є.М. Лавренко (2000), номенклатура В.В. Альохіна не може мати універсального значення, оскільки "північні" або

лучні степи знову зустрічаються на півдні степової області (тобто південніше "південних" степів), у передгір'ях Криму, Кавказу, Алтаю та ін. "Північні степи" розділяються на варіанти (північний, основний і південний), а "південні степи" спочатку поділяються на два "підтипи" – "барвистий ковилак" та "небарвистий ковилак", кожний з яких ділиться на варіанти (північний, основний, південний).

Класифікація степових угруповань Є.М. Лавренка базується на тих самих принципах, що і класифікація лук О.П. Шеннікова. В основу класифікації покладено аналіз життєвих форм, з яких складаються рослинні угруповання, або, інакше кажучи, синузійний склад угруповань. На відміну від своїх попередників, Є.М. Лавренко розробив класифікацію рослинних угруповань, а не степових підзон.

Тип степової рослинності поділений Є.М. Лавренком на три підтипи (або класи формацій): 1) лучні степи; 2) справжні степи та 3) опустелені степи.

Лучні степи. Едифікаторами виступають багаторічники-еуксерофіти та мезоксерофіти, до яких приєднується значна частина трав'янистих багаторічників-мезофітів та ксеромезофітів. Синузії однорічних рослин та лишайників, а частково і ефемероїдів, відсутні або виражені слабо. Напівчагарники майже повністю відсутні.

Справжні степи. До едифікаторів трав'янистих багаторічників-еуксерофітів у меншій мірі, ніж у попередньому випадку, приєднуються мезофіти і ксеромезофіти, або ж ці елементи повністю відсутні. Синузії однорічників, ефемероїдів і, частково, лишайників та наземних водоростей, виражені чіткіше. У невеликій кількості зустрічаються еуксерофіти-напівчагарники.

Опустелені степи. До едифікаторів трав'янистих багаторічників-еуксерофітів у значній мірі домішуються еуксерофіти-напівчагарники. Вони утворюють чітко виражену синузю. Добре виражені також синузії однорічників (переважно ефемерів).

У кожному підтипі степів повторюються групи формацій, едифікаторами яких є дернинні злаки, кореневищні злаки та різнотрав'я.

За екологічним характером лучні степи Є.М. Лавренко називає мезоксерофітними, справжні степи – ксерофітними, а опустелені степи "гіперксерофітними".

7.6.5. Класифікація лучної рослинності

Як вже згадувалося, за О.П. Шенніковим (1938) луки – це асоціації трав'янистих багаторічних мезофітів.

Згідно з класифікацією В.В. Альохіна (1952) луки належать до класу формацій *Pratoherbosa* (трав'янисті мезофільні угруповання з більш-менш високим травостоєм). Лучна рослинність характеризується цілою низкою особливостей, утруднюють її класифікацію. Серед таких ознак – часто виражена полідомінантність, нерозчленованість травостою на яруси, сезонна зміна домінантів, і асектаторів, наявність у травостої ценофлюктуантів, які здатні домінувати в окремі роки та деякі інші.

На думку багатьох фітоценологів (Алехин, 1925, Раменский и др., 1956, цит. за: П.Д. Ярошенко, 1961) найпростішим шляхом систематизації лук є виявлення екологічних рядів, тобто просторових змін асоціацій під впливом зміни певного фактора, наприклад – ґрунтового зволоження. В.В. Альохін (1925) навів екологічний ряд лучних асоціацій для центральної частини р. Цни. В основу побудови цього ряду покладена просторова зміна ступеню ґрунтового зволоження. Автор виділив десять асоціацій, першою з яких є асоціація степова, а не лучна (з найменшою ґрунтовою вологістю) – асоціація костриці валіської (*Festuca valesiaca* Gaud.), а закінчує ряд лучно-болотна асоціація лепешняка великого (*Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb.) (з максимальною зволоженістю).

Основою методу екологічної ординації Л.Г. Раменського є опис рослинності за конкретними екологічними рядами, наприклад, від луки, розміщеної на пагорбі – до сусіднього болота, внаслідок чого отримуємо екологічний ряд зволоженості. Л.Г. Раменський підкреслював, що збільшення вологості веде до зміни ґрунтів, рослинного покриву, урожайності, якості, динаміки врожаїв та ін., тобто всього комплексу природних показників. Дані, отримані завдяки опису екологічних рядів, дають можливість побудувати типові екологічні ряди або стандартні шкали для окремих видів рослин, в яких кожний з екологічних факторів представлений у вигляді градієнтів (ступенів) від найнижчого до найвищих значень, що зустрічаються в природі. Для прикладу наводимо стандартні шкали зволоження, родючості та засоленості ґрунту і, на їх основі, характеристику основних типів лук лісової зони Європейської частини колишнього СРСР (табл. 8).

ШКАЛА ЗВОЛОЖЕНОСТІ ҐРУНТУ

Ступені зволоження

1-17	Пустельне
18-30	Напівпустельне (пустельно-степове)
31-39	Сухостепове
40-46	Середньостепове
47-52	Лучно-степове (вологостепове)
53-63	Сухолучне (та свіжолучне)
64-75	Вологолучне
77-88	Сиролучне
89-93	Болотяно-лучне
94-103	Болотяне
104-109	Місцезростання прибережно-водної рослинності
110-120	Місцезростання водної рослинності

ШКАЛА РОДЮЧОСТІ ТА ЗАСОЛЕНОСТІ ҐРУНТУ (РЗ)

Ступені	Ґрунти
1-3	Особливо бідні (оліготрофні)
4-6	Бідні
7-9	Небагаті (мезотрофні)
10-13	Досить багаті
14-16	Багаті
17-19	Слабосолончакуваті
20-21	Середньосолончакуваті
22-23	Дуже солончакуваті
24-28	Різко солончакуваті
29-30	Злісно солончакуваті(шорові)

Таблиця 8

Зведена таблиця основних типів лук лісової зони
Європейської частини СРСР (за Л.Г. Раменським, 1956)

	Сухі та свіжі луки (ступені 53-63)	Вологі луки (ступені 64-76)	Сирі луки (ступені 77-88)	Болотисті луки (ступені 89-93)
Бідні ґрунти (ступені 6-7)	Злаково-різнотравні та різнотравні дрібнозлакові (з кострицею овочевою, нечуйвітром волохатим та ін.)	Біловусові (вологі)	Біловусові (сирі)	Гіпново-дрібноосокові (зі сфагновим мохом)
Небагаті (ступені 8-9)	Злаково-різнотравні та різнотравні дрібнозлакові (з кострицею червоною, мітлицею звичайною)	Злаково-різнотравні дрібнотравні (з мітлицею звичайною, щучником дернистим)	Щучнико-осоково-різнотравні. Мітлицево-осоково-дрібнотравні	Дернисто-осокові. Осоково-гіпнові
Досить багаті (ступені 10-13)		Злаково-різнотравні дрібнотравні,	Щучнико-солокові (з осокою)	Великозлаково-осокові

		червонокострицеві Щучнико- різнотравні	дернистою). Щучнико- великоосоково- різнотравні	(з лепешняком, канарковою травою). Гостроосокові. Хвощі
Багаті (ступені 14-16)		Злаково-різнотравні заливні луки високого та середнього рівнів	Злакові заливні луки низького рівня (з лисохвостом лучним, тонконогом болотним, мітлицею повзучою)	

О.П. Шенніков розглядав луки (*Praia*) як клас формацій, що відноситься до "трав'яного типу рослинності (*Herbosa*)". Тип рослинності він виділяв на основі фізіономічного принципу і запропонував таку класифікаційну ієрархію для лук: асоціація – група асоціацій – клас асоціацій – формація – група формацій – клас формацій – тип рослинності (Шенніков, 1941). Екологічні ознаки враховувалися для кожного щаблю цієї ієрархії. В основу класифікації лучної рослинності згаданий автор поклав різницю в екології лучних домінантів, виділивши п'ять груп формацій, кожна з яких представлена двома варіантами (на прісних та засолених ґрунтах):

- справжні, або еумезофітні, луки;
- остепенені або еуксеромезофітні луки;
- пустощні луки;
- гідромезофітні, або болотисті луки;
- оксилomezофітні, або торф'яністі луки.

О.П. Шенніков розробив схему екологічних рядів, що показують екологічні співвідношення між класами формацій та їх місце серед сусідніх, нелучних класів формацій (рис. 15).

П.Д. Ярошенко (1961) в основу класифікації лучного типу рослинності поклав не ознаки едафо- та гідротопу, а ознаки структури травостою. Автор вважав, що важливою ознакою лучних угруповань, яка відображає не тільки їх структуру у статистичному розумінні, але й їх генезис, може служити наявність чи відсутність чіткої мозаїчності. На основі мозаїчності він розділив луки, як тип рослинності, на два підтипи: прості та складні. Схематично класифікація лук за П.Д. Ярошенко наведена на рис. 16.

На простих луках розчленування травостою у горизонтальному напрямку не виражено. Сюди належать луки, утворені злаками та

осоками, що мають довгі повзучі кореневища і утворюють нещільні травостої. Це, наприклад, луки з пирію повзучого (*Elytrigia repens* (L.) Nevski), або з куничника наземного (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth). До простих лук, згідно класифікації П.Д. Ярошенко, відноситься більшість штучних сіяних лук (агрофітоценозів).

На складних луках чіткіше виражені мікрогруповання, що утворюють мозаїку. До них належить більшість лучних угруповань. Загальна кількість видів значно більша, ніж на простих луках.

При виділенні формацій, груп асоціацій та асоціацій П.Д. Ярошенко, поруч з ознаками домінування того чи іншого виду або групи видів, виділив і екологічні ознаки (ступінь зволоження, засоленості тощо). Лучні угруповання з домінуванням одного і того ж виду, що має широку екологічну амплітуду, не об'єднуються ним в одну формацію, а розбиваються на ряд формацій.

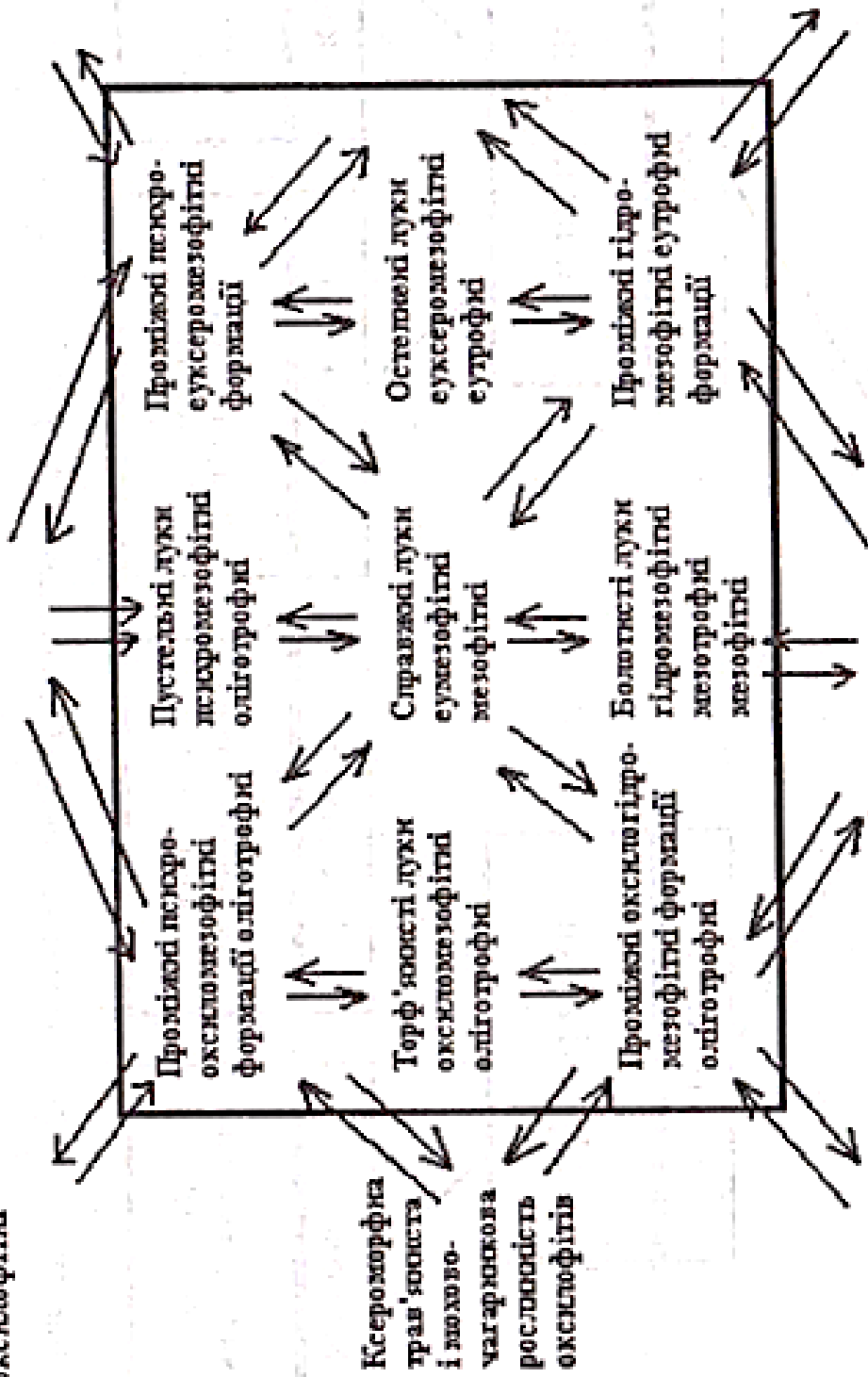
Таким чином, П.Д. Ярошенко, відійшовши від формального виділення формацій за видовими домінантами та використовуючи додаткові ознаки, що відносяться до структури та екології угруповань, зробив класифікацію багатовимірною й отримав більш природні фітоценотичні таксони лучної рослинності. Одночасно, як вказувала В.Д. Александрова (1969), поділ лук на прості і складні за критерієм наявності чи відсутності мозаїчності мало обґрунтований, тому що в одній асоціації може спостерігатися варіювання цієї ознаки не тільки на різних ділянках, але і на одній ділянці у різні роки.

Традиційно луки використовуються людиною як кормові угіддя. При проектуванні та проведенні заходів по підвищенню продуктивності природних кормових угідь необхідним етапом є згрупування їх в систему господарських одиниць та інвентаризація.

На Україні типологічну класифікацію лук вперше розробив М.В. Куксін (1935). Він поділив природні кормові угіддя за положенням на елементах макрорельєфу на такі три групи: заплавні, материкові і гірські. Кожну групу він розділив на класи і підкласи, а останні – на типи кормових угідь. До одного типу кормових угідь були віднесені ділянки "*...що однакові за положенням на елементах макрорельєфу, однакові або наближені за ґрунтовим покривом, однакові за умовами зволоження, однакові або схожі за рослинним покривом.*" (Куксін, 1947, с. 25).

Таким чином, дана класифікація природних кормових угідь була побудована за ознаками екотопу і не відображала особливостей основного компоненту – рослинного покриву.

Мохово-лашабожкові пустоща пскрофітні охсклофітні
 Трав'янисті пустоща пскрофітна оліготрофна рослинність
 Опустелені пустоща пскрофітно-суксерофітні мезотрофі



Вища рослинність оліготрофних вододій
 Вища рослинність (гідрофітна) мезотрофних вододій
 Нижча рослинність еутрофних вододій

Рис. 15 Схема екологічних рядів лучної рослинності та суміжних типів (за С.П.Шенніковим, 1941)

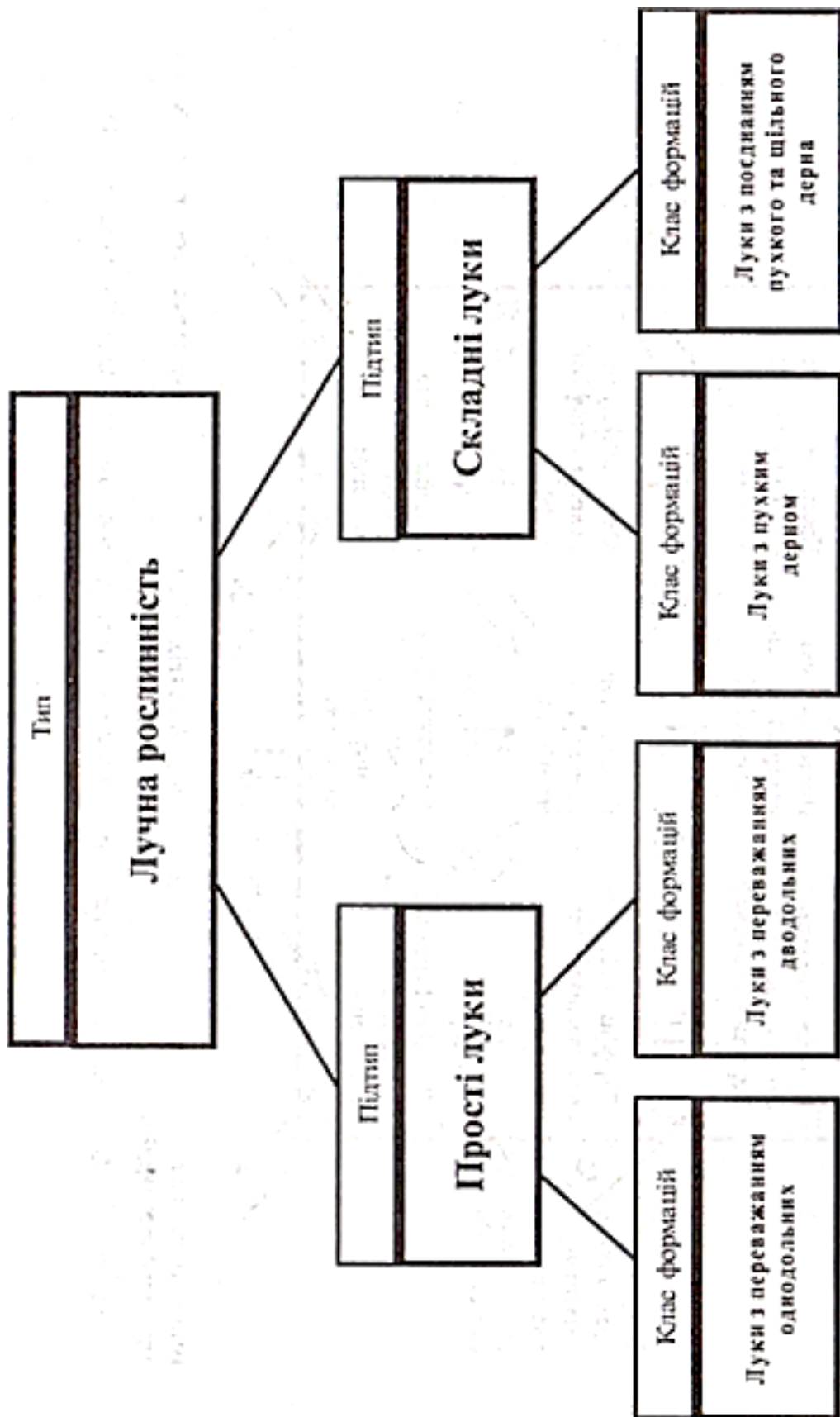


Рис. 16 Схема класифікації лук (за П. Д. Ярошенко, 1961)

У 60-х роках геоботанічна література була доповнена низкою монографій, присвячених вивченню лук, боліт, степів, які послужили основою для створення нової номенклатури типів кормових угідь, що відображала їх ботанічну сутність (Афанасьєв, 1959, 1968; Бачуріна, 1964; Білик, 1963 та ін., цит. за: Л.С. Балашев та ін., 1991).

У 1984 р. була створена єдина для колишнього радянського простору класифікація природних угідь в якій було встановлено основні одиниці вищого порядку (класи, підкласи) і принципи виділення дрібніших одиниць для регіональних номенклатур (Общесоюзная инструкция..., 1984)

Згодом Л.С. Балашов та ін. (1991) розробили номенклатуру природних кормових угідь, врахувавши комплекс типологічних і господарських ознак (кліматичних, рельєфних, ґрунтових, гідрологічних і ценотичних). Всі кормові угіддя України, згідно запропонованої схеми, відносяться до лісової (Полісся), лісостепової (Лісостеп) і степової (Степ) груп природних зон, а також до трьох гірських поясів Карпат і Криму (передгірні, гірські і високогірні), в кожній природній зоні виділяються класи рівнинних, низинних, короткозаплавних, тривалозаплавних і болотних природних кормових угідь. Номенклатурна ієрархія будується таким чином: тип – група типів – підклас – клас. В основу виділення типів кормових угідь покладені ознаки травостою.

Приклад номенклатури одного з класів природних кормових угідь Карпат за Л.С. Балашовим та ін. (1991) наведено в наступному підрозділі.

7.6.6. Класифікація та коротка фітоценотична характеристика лук Закарпатської області

Враховуючи геоморфологічні особливості Закарпатської області, Г.І. Білик (1954) розділив луки на **суходільні і заплавні** Притисянської низовини та **низькогірні** гірсько-лісового і передгірного поясів, а за походженням – первинно-природні і вторинні, що утворилися на місці вирубаних лісів.

Основна частина лук – це старі перелоги, на яких сформувалася лучна рослинність.

Наводимо класифікацію лук Закарпаття за Г.І. Біликом (1954).

I. Лучна рослинність Притисянської низовини.

1. Заплавні луки низовини.

Розташовані по течіях річок Тиси, Боржави, Латориці та ін. Поклавши в основу класифікації лук схеми О.П. Шеннікової (1938), А.М. Дмитрієва (1941) й Л.Г. Раменського (1938), Г.І. Білик розділив заплавні луки низовини на такі:

- а) остепнені (сухі) луки;
- б) справжні (мезофільні) луки;
- в) болотисті (мокрі) луки;
- г) торф'янисті луки.

Остепнені луки – це найвищі місця рівнини, які не заливаються. Природних лук тут не збереглося. Місцями трапляються перелоги з рослинністю остепнених лук. Рослинність представлена типчаковими угрупованнями (*Festuceta sulcata*), остепненими лисохвостниками (*Alopecureta*), райграсниками (*Arrhenathereta elatii*) та ін.

Справжні луки утворені мезофільними рослинами і представлені формаціями мітлиці тонкої (*Agrostis tenuis* Sibth), лисохвоста лучного (*Alopecurus pratensis* L.), костриці лучної (*Festuca pratensis* Huds.), пирію повзучого (*Elytrigia repens* (L.) Nevski), тонконога болотного (*Poa palustris* L.), мітлиці повзучої (*Agrostis stolonifera* L.) та костриці червоної (*Festuca rubra* L.).

Болотисті луки займають найбільш понижені місця низовини. Рослинність представлена, в основному, крупноосоковою та крупнозлаковою групами формацій (*Cariceta vulpinae*, *Cariceta gracilis*, *Glycerieta aquatica*).

Торф'янисті луки поширені на притерасних пониженнях долин річок. Представлені формаціями щучки дернистої (*Deschampsieta caespitosa*), молінії голубої (*Molinieta coeruleae*), медової трави (*Holceta lanatae*), біловусу (*Nardeta strictae*).

2. Суходільні луки низовини.

Усі луки розорані й використовуються як орні землі. Травостій, в основному, утворений мітлицею тонкою та вульпією мишохвостою (*Vgipia myuros* (L.) C. Gmel.) з домішкою тонконога стиснутого (*Poa compressa* L.), щавлю горобиноного (*Rumex acetosella* L.), романа польового (*Anthemis arvensis* L.) та ін.

II. Низькогірні луки гірського лісового поясу.

Низькогірні луки передгірного та гірського лісового поясів займають значні території й розташовуються на схилах річкових долин та хребтах невисоких гір (до 1000-1200 м н.р.м.).

Рослинність передгірних і нижньогірних лук Закарпатської області представлена формаціями мітлиці тонкої (*Agrostideta vulgaris*), костриці червоної (*Festuceta rubrae*), костриці лучної (*Festuceta pratensis*), трясучки середньої (*Brizeta mediae*), іребінника звичайного (*Cynosureta cristati*), зіглінгії полеглої (*Sieglingieta decumbentes*), конюшини лучної (*Trifolieta pratense*) та інші. Крім вищезгаданих, зустрічаються луки з пануванням у травостої різнотрав'я та бобових.

Є.М. Брадїс та О.О. Зап'ятова вважали, що з усіх існуючих визначень лук найправильнішим є визначення А.К. Магакяна (1941, ст. 135, цит. за: Е.М. Брадїс, О.О. Зап'ятова, 1954): "*Луки – це фітоценози багаторічної трав'янистої рослинності цілком зімкнутого характеру, з більш або менш виявленою підземною і надземною ярусністю і дуже розвиненим дерновим ґрунотворним процесом*". Вони, як і А.К. Магакян, не погоджуються з О.П. Шенніковим в тому, що до лук відносяться зарості очерету, комишів, ефемерові пустелі тощо, і що він не включив до типу лук ценози костриць вівсяної та овечої, щучника звичайного та ін., оскільки вважав їх не мезофітами, а психрофітами, розуміючи під цим терміном рослини бідних холодно-вологих місцезростань. Він відносив зарості психрофітів до пустищ (мохові, лишайникові, чагарникові, трав'янисті).

Варто нагадати, що ще В.Р. Вільямс (1948) вважав розвиток костриці та інших щільнокущових злаків заключною стадією дернового процесу на луці.

В основу класифікації лучної високогірної рослинності Закарпаття Є.М. Брадїс та О.О. Зап'ятова поклали особливості флористичного складу, фізіологічність і умови зростання фітоценозів на різних ступенях поділу. Вони використали таку класифікаційну ієрархію: тип, підтип, клас формацій, формація, група асоціацій, асоціація. Автори розділили рослинність полонин на рослинність субальпійського та альпійського поясів. Крім того, вони розділили тип лучної рослинності на два класи формацій: пустищні і справжні луки.

Наводимо класифікацію лук Закарпатської області за Є.М. Брадїс та О.О. Зап'ятовою (1954).

Субальпійський пояс.

Тип лучної рослинності.

Клас формацій пустищних лук (1200-1800 м н.р.м.).

Формація 1. Мичкові пустищні луки (з *Nardus stricta* L.).

Формація 2. Мітлицеві замоховілі пустищні луки (з *Agrostis tenuis* Sibth.).

Формація 3. Щучниково-мичкові луки.

Формація 4. Кострицево-мичкові луки.

Клас формацій справжні луки (1400-1500 м н.р.м.).

Формація 5. Щучникові луки (з *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.).

Формація 6. Щучниково-кострицеві луки (з *Festuca rubra* L. й *F. picta* Kit.).

Формація 7. Кострицеві луки.

Формація 8. Мітлицеві луки (з *Agrostis tenuis* Sibth.).

Формація 9. Мітлицево-кострицеві луки (з *Festuca rubra*).

Формація 10. Тонконогові луки (з *Poa alpina* L. й *P. pratensis* L.).

Формація 11. Тонконогові луки (з *P. chaixii* Vill.).

Формація 12. Різнотравні луки.

Альпійський пояс.

Тип лучної рослинності.

Клас формацій пустищні луки.

Формація 1. Ситникові луки (з *Juncus trifidus* L.).

Клас формацій справжні луки.

Формація 2. Кострицеві луки (з *Festuca supina* Schur).

Формація 3. Щучникові луки (з *Deschampsia caespitosa*).

Формація 4. Осокові луки (з *Carex sempervirens* Vill.).

Формація 5. Строкатотравні луки.

Формація 6. Сеслерієві луки (з *Sesleria coeruleans* Friv.).

Формація 7. Зігнуто-осокові луки (з *Carex atrata* L.).

Формація 8. Лучна рослинність тривалосніжних улоговин. Кормові угіддя Карпат за класифікацією Л.С. Балашева та ін. (1988), поділяються на три класи: передгірні (зустрічаються в межах висот до 500 м. н.р.м.), гірські (від 500-600 до 1650 м. н.р.м.) та високогірні (субальпійські й альпійські угіддя), що зустрічаються вище лісового поясу.

Наводимо приклад номенклатури одного з класів кормових угідь Карпат за вищезгаданими авторами.

Клас В-1. Високогірні лучні угіддя (субальпійські та альпійські) на гірсько-лучних і лучно-торф'янистих гірських ґрунтах Карпат.

Підклас В-1а. Злаково-різнотравні і різнотравні субальпійські луки на рівних ділянках пологих схилів.

Група типів В-1а-I. Свіжі високогірні луки на гірських лучних, буроземно-лучних і бурих гірсько-лісових ґрунтах.

Тип В-1а-I-1. Червонокострицево-біловусовий.

В-1а-I-2. Червонокострицевий.

В-1а-I-3. Мітлицево-кострицевий.

Група типів В-1а-II. Вологі високогірні луки на буроземно-лучних, гірсько-лучних глееватих, лучно-торф'янистих і бурих гірсько-лісових ґрунтах.

Тип В-1а-II-1. Біловусовий.

Тип В-1а-II-2. Щучниковий.

Тип В-1а-II-3. Лохиновий.

Тип В-1а-II-4. Чорничний.

Підклас В-1б. Злаково-різнотравні і різнотравні субальпійські луки на крутих схилах.

Група типів. В-1б-I. Свіжі високогірні луки на малопотужних кам'янистих гірсько-лучних ґрунтах.

Тип 1б-I-1. Волохатокуничниковий.

Тип 1б-I-2. Різнобарвнокострицевий.

Тип 1б-I-3. Карпатськострицевий.

Тип 1б-I-4. Сеслерієвий.

Підклас В-1в. Злаково-різнотравні низькотравні альпійські луки на плоских вершинах і пологих схилах.

Група типів В-1в-I-1. Лежачокострицевий.

Підклас В-1г. Різнотравні низькотравні альпійські луки на крутих схилах.

Група типів В-1г-I. Вологі високогірні схилі луки на гірсько-лучних і гірсько-лучних торф'янистих ґрунтах.

Тип В-1г-I-1. Трироздільноситниковий.

Тип В-1г-I-2. Зігнутоосоковий.

Тип В-1г-I-3. Вічнозеленоосоковий.

Тип В-1г-I-4. Щучниковий.

7.6.7. Класифікація та коротка фітоценотична характеристика боліт

Болота займають порівняно незначні площі, не утворюють окремої зони, як, наприклад, ліси, степи чи пустелі, а розвиваються як включення в зональну рослинність, завдяки чому, як і луки, належать до

інтразональної рослинності. Найбільш характерними вони є для помірної зони. Болота вкриті гідрофільною рослинністю, але рослини не занурені у воду, а завжди піднімаються над рівнем води. У більшості випадків у болоті відкладається торф – органічна маса з відмерлих нижніх частин рослин.

Болото у своєму розвитку проходить декілька фаз. В залежності від того, на якій стадії розвитку знаходиться болото, розрізняють **низинні**, **перехідні** та **верхові** болота (Алехин, 1952). Низинні болота (болота ґрунтового живлення) розвиваються при постачанні ґрунтовими водами, багатими солями, й мають плоску поверхню. На таких болотах зростає багата і різноманітна рослинність (зелені мохи, осоки, злаки, верби, вільхи й ін.).

Завдяки щорічному відкладанню рослинних залишків при їх неповному розкладанні, поверхня болота наростає і місцями (біля пнів, купин) рослини відриваються від ґрунтового живлення. Рослини, які зростають на підвищеннях, живляться тільки за рахунок атмосферних опадів. Це, як правило, сфагнові мохи, які не витримують значного вмісту солей у воді, пухівка піхвова (*Eriophorum vaginatum* L.), журавлина болотна (*Oxycoccus palustris* Pers.) та інші. Рослини, які зростають у понижених місцях, як і раніше, живляться ґрунтовою вологою. Отже, болото стає перехідним (змішаного живлення). При дальшому накопиченні рослинних залишків відбувається повний підрив від ґрунтового живлення і болото стає верховим (атмосферного живлення).

Болотні місцезростання мають особливості, які обмежують існування багатьох видів рослин. Вони полягають у наступному:

1. Висока зволоженість – завжди вища порівняно з неболотними місцезростаннями на мінеральних ґрунтах. Річні та сезонні амплітуди рівнів болотно-ґрунтових вод відносно поверхні болота на одній ділянці можуть досягати 0,3-1,0 м. Вологість верхнього горизонту торфу в різних угрупованнях в різні періоди року досягає 45-95%. Застійному зволоженню боліт сприяє висока водоутримуюча здатність торфу та його низька водопровідність.
2. Недостатність кисню, кількість якого на болотах складає у верхньому шарі торфу 0-12 мг/л. Це зумовлено надлишком вологи і значними витратами кисню на окисні процеси, які відбуваються у верхніх шарах торфового фунту.

3. Низька теплопровідність, особливо характерна для сухих, пористих, слабозкладених торфів. Влітку повітря нагрівається сильніше, ніж торф, але вже на глибині 25 см добові коливання температури майже не відображаються, температура ґрунту на цій глибині в декілька разів нижча, ніж на поверхні.
4. Бідність азотом та мінеральними речовинами. Субстрат боліт, особливо верхових, дуже бідний. Головним джерелом мінеральних речовин є атмосферні опади та атмосферний пил. На низинних та перехідних болотах додатковими джерелами живлення є ґрунтові, річкові й стічні води.
5. Наростання торфу – суттєва особливість болотних місцезростань. Коренева система болотних рослин повністю розміщена в торфі.

Рослини пристосовуються, утворюючи додаткові корені на стовбурах чагарників, які виростають поступово при їх заглибленні й відмиранні. Корені та кореневища багатьох болотних рослин ростуть похило вгору й розміщуються у поверхневому шарі торфу. До пристосувальних ознак рослин, які зростають на болотах, належать багаторічність, вічнозеленість, переважання вегетативного розмноження, комахоїдність, у більшості видів – широка амплітуда по відношенню до живлення та вологості (Сокол, 1978, цит. за: М.С. Боч, В.А. Смагин, 1993).

Болота характеризуються значною різноманітністю життєвих форм: дерева, кущі, чагарнички, багаторічні трави, мохи, лишайники. Згідно з І.Д. Богдановською-Гієнеф (1948) флора бореальних боліт являє собою агрегацію видів, що належать до різних флорогенетичних елементів.

Флора боліт значно відрізняється за таксономічним складом від флори мінеральних ґрунтів (Боч, Смагин, 1993).

В.В. Альохін, Д.К. Зеров, А.П. Ільїнський та ін. (цит. за: П.Д. Ярошенко, 1961) розглядали болота як тип рослинності або клас формацій. За В.В. Альохініним (1952), болото – це тип гігрофільної рослинності, не зануреної у воду. Автор розділив болота на два класи формацій: трав'янисті гігрофільні угруповання – трав'яні болота (*Emersiherbosa*) та сфагнові (верхові) болота (*Sphagniherbosa*).

До класу формацій трав'янистих низинних боліт належать трав'янисті угруповання, пов'язані з сильним або постійно надмірним зволоженням. Домінують гігрофіти. У залежності від флористичного

складу в межах одної формації В.В. Альохін виділяє осокові (з різними видами осок), гіпново-осокові (з осоками й гіпновими мохами родів *Drepanocladus*, *Calliergon*) та сфагново-гіпново-осокові болота.

До класу формацій сфагнові (верхові) болота (*Sphagniherbosa*) належать угруповання лісових областей Сфагнові болота можуть бути залісненими й незалісненими.

Безлісі верхові болота опуклої форми і характерні для вологого клімату Західної Європи. В більш континентальному кліматі – на сході Європи й у Сибіру поширені заліснені болота, на яких зростає особлива кущова форма сосни болотної – *Pinus sylvestris f. pumila* (Альохін, 1952)

У Північній Америці сфагнові болота розвинені на Північному Сході. Вони дуже схожі на європейські болота за флористичним складом. У Південній Америці сфагнові болота зустрічаються в Андах та на Вогняній Землі. Особливістю сфагнових боліт на всіх континентах є наявність комахоїдних рослин.

У працях В.М. Сукачова, Ю.Д. Цінзерлінга та Н.Я. Каца болота розглядаються як тип ландшафтів (Альохін, 1952).

За Ю.Д. Цінзерлінгом (1938), у болотних ландшафтах приймає участь дев'ять типів рослинності, виділених за життєвими формами рослин-едифікаторів: лісовий, чагарниковий, трав'янистий, гідрофільно-моховий, чагарничковий, лишайниковий, печіночний, мікрофітний (з переважанням водоростей) і психрофільно-моховий.

П.Д. Ярошенко (1961) виділяє декілька типів болотної рослинності:

1. Болотно-трав'яний (болота з переважанням пухівок (*Eriophorum*), ситників (*Juncus*) та ін.
2. Лісовий тип болотної рослинності (заболочені пільшаники з *Alnus glutionsa* (L.) Gaertn., *A. insana* (L.) Moench. та ін.).
3. Чагарниковий тип боліт (болота з заростями верб).
4. Болотно-гіпновий тип (болота з переважанням гіпнових мохів з родів *Drepanocladus*, *Aulacomnium* та ін.). Як правило, це низинні болота, які живляться водою, багатою на мінеральні речовини.
5. Болотно-чагарниковий тип (зарості багна болотного – *Ledum palustre* L., чорниці – *Vaccinium myrtillus* L. та ін.).
6. Пустийдно-чагарниковий тип (зарості брусниці – *Rhodococcum vitis-idaea* (L.) Avror.).
7. Пустийдно-лишайниковий тип, який досягає найбільшого поширення в зоні тундри.

8. Печіночно-мікрофітний тип (з фрагментами голого торфу на поверхні болота після відмирання гіпнових і сфагнових мохів).

Класифікація лісо-болотної рослинності України та її змін розроблена І.М. Григорою (Григора, Соломаха, 2000).

Вивченню боліт багато уваги приділяла Є.М. Брадїс (1954, 1959). Вона розглядала болотну рослинність як тип рослинності, утворений головним чином гелофітами (мезогідрофітами) – специфічними болотними рослинами з більшою чи меншою домішкою екологічно пластичних видів (за відношенням до зволоження), а також мезофітів.

Надмірне зволоження і пов'язане з ним переважання гелофітів – це ті ознаки, які різко відрізняють болотний тип рослинності від інших типів, а разом з тим дозволяють об'єднувати в межах цього типу угруповання з переважанням і дерев, і чагарників, і трав, а також гіпнових та сфагнових мохів. Хоча всі ці домінянти належать до різних життєвих форм, всіх їх об'єднує те, що вони гелофіти. Такими принципами користувалася Є.М. Брадїс.

У класифікації Є.М. Брадїс формації охоплюють асоціації, а не комплекси (групи) асоціацій. Як відзначає О.П. Шенніком (1961), класифікація вищезгаданого автора побудована на визнанні того, що основу боліт утворюють не комплекси асоціацій, а чисті асоціації. На думку О.П. Шеннікова, якщо розвивати ідею єдиного болотного типу рослинності, то необхідно виділити один або декілька класів формацій комплексних боліт.

Для прикладу наводимо класифікацію боліт Закарпатської області, розроблену Є.М. Брадїс та О.О. Зап'ятовою (1954).

Тип болотної рослинності Закарпаття поділений на дні групи фітоценозів:

1) Болота Закарпатської низовини;

2) Гірські та високогірні болота.

Крім того, болота поділені на два підтипи:

Тип болотної рослинності.

Підтип мезотрофної болотної рослинності.

Формація 1. Пухівково-осоково-сфагнові болота.

Підтип евтрофної болотної рослинності.

Формація 2. Осоково-сфагнові болота.

Формація 3. Осоково-гіпнові болота.

1. Болота Закарпатської низовини належать до підтипу мезотрофної болотної рослинності. Серед полів і лисохвостово-мітлицево-тонконогових лук розкидані невеликі пониження, які різко відрізняються своїм травостоєм з пануванням осок та лепешняка.

Є.М. Брадїс та О.О. Зап'ятова досліджували болото, яке виникло між розораною лукою та руслом колишньої річки. Вони відмітили, що на підвищених частинах болото було вкрите густим травостоєм з переважанням лепешняку плаваючого (*Glyceria fluitans* (L.) R. Br.) і осоки гострої (*Carex acuta* L.), а як домішка зустрічалися лепешняк великий, мітлиця тонка (*Agrostis Ionuis* Sibth.) та підмареник болотний (*Galium palustre* L.). Нижня частина болота була вкрита купинами осоки волосистої (*Carex capillaris* L.) На купинах також зростали куничник сіруватий (*Calamagrostis canescens* (Web.) Roth.) та зрідка – шоломниця звичайна (*Scutellaria galericulata* L.). Іноді траплялись поодинокі особини низькорослої сосни.

Дуже рідко болота на низовині мають осоково-гіпновий покрив з *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb., *Calliergonella cuspidata* (Brid.) Loeske, *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Moenk. Багата рослинність належить до формації пухівково-осоково-сфагнові болота.

2. Гірські та високогірні болота

Гірські болота альпійського поясу розташовані на висоті 800-1380 м над рівнем моря. Більшість боліт належать до низинного типу, а верхові та перехідні болота зустрічаються зрідка. Низинні болота розділяються на дві основні групи: осоково-сфагнові та осоково-гіпнові. Рослинність осоково-сфагнових боліт складається з густого сфагнового покриву, іноді з домішкою гіпнових мохів. Серед сфагнових переважають *Sphagnum teres*, *S. recurvum*, *S. subsecundum* та деякі інші. З гіпнових мохів зустрічаються *Calliergon stramineum*, *Drepanocladus aduncus*, *Mnium affine*, *Aulacomnium palustre*. Осоки представлені в основному осокою їжаковою (*Carex echinata* Murr.), попелясто-сірою (*C. cinerea* Poll.) та пухирчастою (*C. vesicaria* L.). Часто на болотах рясно зростає пухівка багатоколоскова (*Eriophorum polystachyon* L.). Серед злаків зустрічаються костриця червона, тонконіг болотний і навіть біловус. Досить широко представлене різнотрав'я – види *Galium*, *Orchis*, *Filipendula*, *Epilobium*, *Valeriana*.

На осоково-гіпнових болотах переважають асоціації осок попелясто-сірої, їжакової, волосистої (*C. pilosa* Scop.) та пухирчастої разом з

гіпновими мохами (види *Calliergonella*, *Philonotis*, *Drepanocladus*, *Cratoneurum*, *Aulacomnium*, *Chrysohypnum*, *Climacium*). Трав'янистий покрив утворюють пухівки, злаки і різнотрав'я, характерні для осоково-сфагнових боліт. Крім вищезгаданих видів, тут зустрічаються звичайні рівнинні види. Перехідні болота трапляються зрідка. У травостої переважають пухівка піхвова (*Eriophorum vaginatum* L.), осоки пухирчаста, перстач прямостоячий (*Potentilla erecta* (L.) Rausch.). Суцільний моховий покрив утворюють різні види *Sphagnum*.

Верхові гірські болота за рослинним складом нагадують верхові болота рівнин, але замість пригніченої сосни тут зростає ялина. Висота дерев коливається від 30 см до 2,5 м. У трав'янисто-чагарниковому ярусі між купинами переважає пухівка піхвова. Зустрічаються андромеда багатолістїї (*Andromeda polifolia* L.), росичка круглолиста (*Drosera rotundifolia* L.). На купинах зростають водянка чорна (*Empetrum nigrum* L.), чорниця, брусниця, журавлина. Суцільний моховий покрив утворюють сфагнові мохи та зозулин льон (*Polytrichum commune*).

М.С. Боч, яка вивчає флору та рослинність боліт Північного Заходу Росії, а також займається питаннями їх класифікації та охорони, спочатку запропонувала виділяти на дев'ять типів рослинності боліт, як пропонував Ю.Д. Цінзерліні (1938), а п'ять (Боч, 1986). Пізніше вона (Боч, 1989; Боч, Смагін 1993) скоротила кількість цих типів до трьох.

7.7. Класифікація рослинності України за методом Браун-Бланке.

Як уже згадувалося, невтомним пропагандистом класифікації рослинності за методом Браун-Бланке на Україні є В.А. Соломаха. Йому належить розробка синтаксономії рослинних угруповань України в різних типах рослинності. Система класифікаційних одиниць відпрацьована з врахуванням наявних синтаксономічних схем та відображенням специфіки рослинного покриву країни (Соломаха, 1993, 1995, 1996, цит. за: І.М. Григора, В.А. Соломаха, 2000). Розроблені ним синтаксономічні схеми супроводжуються фітоценотичними таблицями, тому ці матеріали можна використовуватися для створення прикладних типологій та зонування.

Розгляд загальних особливостей класів рослинності України дозволяє попередньо ознайомитись з їх характеристиками. Перелік класів рослинності України з і

відображенням їх еколого-фітоценотичних особливостей наводимо за В.А. Соломахою (1995).

I. Угрупування крайніх екстремальних екоотопів з примітивною організацією.

1. *Asplenetea trichomanis* Br.-Bl., in Meyer et Br.-Bl. 1934 corr. Oberd. 1977

Скельні угруповання, поширені в Українських Карпатах на флішових, карбонатних та силікатних породах.

2. *Asplenetea rupestris* Br.-Bl. 1934

Угрупування тріщин скель гірського Криму.

3. *Onosmo polyphyllae-Ptilostemetea* Korzh. 1990

Угрупування гірських денудаційних схилів Південного берегу Криму.

4. *Thiaspietea rotundifolii* Br.-Bl. 1947

Угрупування, поширені в субальпійському, альпійському та субнівальному поясах Українських Карпат та Гірського Криму на кам'янистих розсипах та щербенистих субстратах.

5. *Ammophiletea* Br.-Bl. et R.Tx. 1943

Угрупування піонерних дюн (авандюн) та морських узбережь України.

6. *Thero-Suaedetea Vicherek* 1973

Угрупування однорічників на сухих субстратах з хлоридно-содовим засоленням приморської смуги України.

7. *Thero-Salicornietea* R.Tx. 1954 ap. R.Tx. et Oberd. 1958

Угрупування однорічних сукулентних галофітів на перезволожених засолених екотопах долин річок в степовій та лісостеповій зонах та по берегах лиманів приморської смуги України.

8. *Zosteretea Pignatti* 1953

Угрупування субліторалей морів на піщаних та піщано-мулистих субстратах.

9. *Lemnetea* R.Tx. 1955

Угрупування вільно плаваючих на поверхні або в товщі води некорінених рослин.

II. Трав'янисті угруповання, що формуються під впливом прямої дії водного середовища на всіх типах ґрунтів.

1. *Potametea* R.Tx. et Pass. 1942

Угрупування прикріплених до дна водойм рослин плаваючими на поверхні води або зануреними в товщу води листками.

2. *Bidentetea tripartiti* R.Tx., Lohm. et Prsg. 1950

Рудеральні угруповання на перезволожених, частково нітрифікованих субстратах поблизу водойм, ферм та вздовж водотоків.

3. *Bulboschoenetea maritimi* Vicherek et R.Tx. 1969 on R.Tx. et Hutb. 1971

Угрупування водойм, понижених ділянок берегів лиманних річок з солонуватою водою в лісостеповій та степовій зонах.

4. *Phragmiti-Magnocaricetea* Klika in Klika et Nowak 1941

Угрупування вологих, мокрих та болотистих лук на дернових, оглеєних, мулувато-болотних та лучно-болотних ґрунтах України.

5. *Cakiletea maritimae* R.Tx. et Prels in R.Tx. 1950

Піонерні галофітні угруповання вздовж узбережжя моря в місцях відкладів органічних решток.

6. *Asteretea tripholium* Westhoff et Beeftink 1962 ap Beeftink 1962

Угрупування багаторічних галофільних видів на вологих та засолених ґрунтах лісостепової та степової зон.

7. *Montio-Cardaminetea* Br.-Bl. et R.Tx. 1943

Ендемічні для карпатської гірської системи угруповання вологих місцезростань на берегах холодних гірських джерел струмків на алювіальних наносних ґрунтах, переважно на межі лісового та субальпійського поясів.

III. Трав'янисті угруповання боліт, луків та солончаків.

1. *Oxycocco-Sphagnetes* Br.-Bl. et R.Tx. 1943

Оліготрофні та мезотрофні болота і угруповання, що живляться атмосферною вологою, утворені в чагарниково-моховому покриві сфагновими мохами та вересовидними на глибоких кислих торфовищах Українських Карпат та Полісся.

2. *Scheichzerio-Caricetea nigrae* Nordh. 1936

Угрупування евтрофних осокових та мохових боліт, і ґрунтовим мінеральним живленням.

3. *Molinio-Arrhenatheretea* R.Tx. 1937

Типові лучні угруповання (за винятком вологих та мокрих місцезростань).

4. *Trifolio-Geranietea* Th. Mull. 1961

Угрупування лісових галявин і узлісь лісостепової зони.

5. *Nardo-Callunetea* Prsg. 1949

Угрупування лук, пасовищ та пустищ на бідних та кислих фунтах лісової зони та Українських Карпат.

6. *Juncetea maritimi* Br.-Bl. et al. 1952 em Beeftink 1965

Угрупування приморських вологих лук на слабо- та середньозасолених ґрунтах Північного Причорномор'я.

7. *Crithmo-Limonietea* Br.-Bl. 1947

Угрупування абразивних пляжів і кліфів.

8. *Crypsietea aculeatae* Vicherek 1973

Угрупування інфільтраційних форм рельєфу (стелові моди, блюдця, тощо).

IV. Піонерні природні угруповання

1. *Sedo-Scleranthetea* Br.-Bl. 1955 em 1961

Піонерні угруповання на бідних флювіогляціальних та зандрових піщаних відкладах.

2. *Isoeto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et R.Tx. ex Westhoff, Dijk et Pass. 1946

Піонерні угруповання днищ пересохлих заток, проток та старичних озер.

3. *Salicornietea fruticosae* (Br.-Bl. et R.Tx. 1943) R.Tx. et Oberd. 1958

Угрупування багаторічних сукулентних облігатних галофітів на місцезростаннях з погано доступною для рослин вологою (сухі солончаки).

V. Трав'янисті угруповання, що формуються під впливом надмірної дії антропогенного фактору.

1. *Secalietea* Br.-Bl. 1951

Сегетальні угруповання сільськогосподарських угідь, що поширені на всіх типах ґрунтів.

2. *Oryzetea sativae* Mijawaki 1960

Агрофітоценози рису Причорномор'я.

3. *Chenopodietea* Br.-Bl. 1951 em Lohm., J. et R.Tx. 1961

Угрупування піонерних стадій сукцесій з домінуванням рудералів-однорічників на порушених ектопах.

4. *Artemisietea vulgaris* Lohm., Prsg. et R.Tx. in R.Tx. 1950

Рудеральні угруповання високорослих дво- та багаторічних видів, поширених по всій території України (крім верхнього лісового поясу Українських Карпат).

5. *Agropyretea repentis* Oberd., Th.Mull. et Gors In Oberd. et al.1967

Рудеральні та напіврудеральні угруповання (демутаційні стадії, перелоги).

6. *Plantaginetea majoris* R.Tx. et Prsg. in R.Tx. 1950

Угруповання синантропних низькорослих мезо- та гігрофільних видів, стійких до витоптування та випасання на ущільнених, частково нітрифікованих субстратах, переважно відкритих місцезростань.

7. *Epilobietea angustifolii* R.Tx. et Prsg. in R.Tx. 1950

Угруповання вирубок зволжених і заболочених земель, лісових згарищ.

8. *Galio-Urticetea* Pass. 1967 em Kopecky 1969

Природні та штучні високотравні нітрофільні угруповання узлісь, осушених боліт, берегів річок і рудеральних місцезростань, парків, на місці стійбищ і старих загонів.

VI. Трав'янисті угруповання ксерофітного типу.

1. *Festucetea vaginatae* Soo 1968 em Vicherek 1972

Петрофітно-степові угруповання на виходах вапняків, також старих дюн та псамофітних степів.

2. *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et R.Tx. 1943

Степові та лучно-степові угруповання.

3. *Festuco-Limonietea* Karpov et Mirk. 1986

Степові угруповання на солонцюватих ґрунтах.

4. *Festuco-Puccinelieta* Soo 1968

Угруповання галофітних степів на первинно засолених субстратах зі змінним режимом зволоження.

5. *Thero-Brachypodietea* Br.-Bl. 1947

Однорічні саваноїдні угруповання Причорномор'я України та Середземномор'я, що формуються на порушених екотопах в умовах літнього і зимового періоду посухи.

6. *Helianthemo-Thymetea* Romaschenko, Didukh et V.Sl. 1996

Угрупування крейдянних відслонень південної частини Середньоросійської височини і Донецького Кряжу (Донецька, Харківська та Луганська обл.).

VII. Високогірні угруповання альпійського та субальпійського гірських поясів.

1. *Loiseleuro-Vaccinietea* Egger 1952 et Schub. 1960

Субальпійські та альпійські чагарникові та чагарничкові угруповання.

2. *Salicetea herbaceae* Br.-Bl. et al. 1947

Угрупування заплавних вербняків та вербово-тополевих лісів рівнинної частини України та ценози присніжників і луговин альпійського поясу з постійним припливом поверхневих, талих і джерельних вод і коротким періодом вегетації в Українських Карпатах.

3. *Juncetea trifidi* Hadac in Klika et Hadac 1944

Угрупування субальпійських та альпійських лук, пустищ, гірських тундр на флішевих і силікатних породах та кислих щебенястих ґрунтах Українських Карпат.

4. *Carici rupestris-Kobresietea bellardii* Ohba 1974

Угрупування альпійських лук Українських Карпат на карбонатних породах і ґрунтах з реакцією, близькою до нейтральної.

5. *Betulo-Adenostyletea* Br.-Bl. et R.Tx. 1943

Прируслове високотрав'я, паркові ліси, субальпійські чагарникові та трав'янисті угруповання лісових галявин, розташованих біля верхньої межі лісу Українських Карпат.

VIII. Лісові та чагарникові угруповання.

1. *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et R.Tx. 1937

Лісові угруповання, що формуються на багатих, часто болотних екотопах при надмірному зволоженні.

2. *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. 1939

Угрупування хвойних бореальних лісів з розвинутим моховим покривом рівнинної та гірської частини України і високогірних чагарників в Українських Карпатах.

3. *Erico-Pinetea* Horvat 1959

Азональні соснові ліси на виходах вапняків, кристалічних порід та дерново-підзолистих і піщаних ґрунтах.

4. *Quercu-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger 1937

Листяні ліси неморального типу.

5. *Quercetea pubescenti-petraeae* Jakucs (1960) 1961

Субсередземноморські геміксерофільні ліси та рідколісся.

6. *Robinietae* Jurko ex Hadac et Sofron 1980

Угруповання штучних деревних насаджень та міської спонтанної деревної рослинності.

7. *Urtico-Sambucetea* Doing 1962 em Pass. 1968

Зарості чагарників на збагачених нітратами ектопах.

8. *Salicetea purpureae* Moor 1958

Заплавні деревні та чагарникові угруповання на кам'янистих, щебенястих, мулуватоболотних та дерново-глейових ґрунтах.

Більш повно на Україні розроблена схема сегетальної рослинності (класи *Secalietea*, *Oryzetea sativae*), а також галофільної (*Thero-Saiicornietea*, *Thero-Suadetea*, *Salicornietea fruticosae* та ін), лучної (*Molinio-Arrhenatheretea*) рослинності. Досить добре описано синтаксономічний склад високогірної рослинності Карпат та лісів Гірського Криму (*Quercetea pubescenti-petraeae*, *Erico-Pinetea*).

Потребує розробки класифікація боліт (*Oxycocco-Sphagnetea*, *Scheuchzerio-Caricetea nigrae*), ялинових (*Vaccinio-Piceetea*), соснових (*Erico-Pinetea*), листяних (*Querceto-Fagetea*, *Alnetea glutinosae*) лісів та степів (*Festuco-Brometea*), які чекають майбутніх дослідників.

РОЗДІЛ 8 ОСНОВИ СИНФІТОСОЗОЛОГІЇ

8.1. Проблеми відносин у "системі людина-природа". Екологічні кризи

Різноманіття органічного світу нашої планети є результатом дуже тривалого еволюційного процесу, який з часу виникнення первісних форм життя триває на Землі близько 3 млрд. років. Саме різноманітність обумовлює еволюцію, функціонування, надійність, а також стабільність, як основних складових систем біосфери, та і її самої.

Природа, по відношенню до людини і до самої себе, має різні властивості і цінності, які необхідно зберегти. Основне – це самовідновлення і функціонування. Перше забезпечується спадковістю, друге – типами організації. Що ж до людини, то для неї – це первинні духовні і матеріальні цінності, без яких вона не може існувати. Духовні цінності (естетичні, образотворчі, технічні, освітні тощо) лише споглядаються і не вичерпуються. Матеріальні, насамперед ресурсні цінності, споживаються. Цей процес слід нормувати, щоб забезпечити збереження існуючого біологічного різноманіття.

Однією з характерних особливостей сучасного техногенного етапу розвитку біосфери є активізація процесу денатуралізації природних екосистем, зумовленого зростаючим антропогенним впливом на земну оболонку. Внаслідок цього відбуваються зміни структурно-функціональної організації екосистем, збіднення генофонду, зниження екологічного та економічного значення біологічних ресурсів і, в кінцевому результаті, екологічна дигресія цілих біомів.

Виділяють декілька форм денатуралізації ландшафтів: геофізичну, пов'язану зі зміною фізичного вигляду ландшафтних комплексів; геохімічну – з комплексним забрудненням навколишнього середовища (кислі дощі); радіоактивну – з незворотними змінами в генетичній структурі видів (Стойко, 1987).

Створена самою людиною і пов'язана з усіма формами її діяльності, ця проблема визначає успішність подальшого розвитку цивілізації на Землі. Цей висновок витікає з феномена ХХ ст., коли антропогенний вплив на природу набув такого всебічного характеру і досяг таких глобальних масштабів, що охопив всі рівні організації систем матеріального світу.

Відносини суспільства з природою ведуть до розриву історичних зв'язків між абіотичним середовищем і біотичними компонентами екосистем – автотрофними зеленими рослинами, як продуцентами і гетеротрофними організмами. Таке порушення у трофічному ланцюгу призводить до дисбалансу основної функції екосистем – трансформації енергії і кругообігу речовин.

У цьому ланцюгу рослинний світ, або фітострома, займає ключові позиції, виконуючи планетарну, енергоакумулюючу і біогеохімічну роль. Тому зміни, які людина провокує в цій тонкій і вразливій плівці автотрофів, ведуть до дисбалансу екосфери.

На даному етапі науково-технічного прогресу ці зміни у багатьох регіонах земної кулі вже призвели до напруженої екологічної ситуації, у зв'язку з чим проблема відносин людини і природи розглядається як проблема порушення екологічної рівноваги й погіршення середовища життя людини, тобто як екологічна криза.

Як відомо, на Землі неодноразово виникали екологічні кризи, але вони відрізнялися від сучасної кризи за масштабами і характером зміни природної обстановки.

Близько 50 тис. років тому назад сталося сильно збіднення ресурсів промислу і збирання, а дещо пізніше відбувся перепромисел крупних тварин, що викликало скорочення чисельності населення Землі у верхньому палеоліті – з 20 до 8 мільйонів чоловік. Ця криза була дещо згладжена переходом до полювання на невеликих і більш рухомих тварин, що примусило вдосконалювати техніку кам'яної зброї.

Поступово, протягом багатьох тисячоліть, виникли виробничі форми господарювання – землеробство і скотарство, що дозволило подолати першу антропогенну кризу. Перехід від присвоюючого господарства (збирання, полювання на тварин) до виробничого дістав назву неолітичної революції, оскільки це сталося в неоліті – останньому кам'яному віці в історії Землі.

Саме в цей період сталося виділення людини із природи. До цього часу людська діяльність цілком вписувалася у природний кругообіг речовин. Займаючись землеробством, скотарством, використовуючи корисні копалини, людина почала створювати штучні біохімічні цикли, що привело до змін геохімії біосфери.

В неоліті широко застосовувалося підсічно-випалювальне землеробство у лісовій зоні, зрошуваче – у посушливих регіонах,

скотарство – у степах. До кінця старої ери населення Землі складало приблизно 170 млн. чоловік.

У першій половині I-го тисячоліття нової ери потерпіли крах рабовласницькі держави Старого Світу. Поруч з соціально-політичними й економічними причинами, важливу роль у цьому відіграли екологічні фактори, зокрема такі, як ерозія ґрунтів у Середземномор'ї, засолення ґрунтів у деяких країнах Близького і Середнього Сходу. В цей час спостерігалася криза примітивного зрошувального землеробства, яка була подолана завдяки широкому освоєнню неполивних земель.

Слабка технічна озброєність людини не дозволяла їй протистояти стихіям, які призводили до загибелі людей і врожаю, руйнування міст. Така доля спіткала легендарну державу стародавності - Атлантиду. З вулканічними виверженнями пов'язують загибель мінойської культури на острові Крит у Середземному морі в XVI ст. до н.е. Приблизно 1500 років до н.е. стався так званий Всесвітній потоп. Були затоплені долини Тигру і Євфрату, багато узбережь Балканського півострова та островів Середземного моря.

Несприятливе поєднання природних і соціальних факторів призвело до екологічної кризи на острові Пасхи в Тихому океані. На острові є біля 800 величезних статуй (вага кожної біля 85 тонн) – німих свідків загиблої високої матеріальної культури. Вони були збудовані між 400 і 1500 роками н.е. На думку Д. Діамонда (цит. за: В.А. Боков, А.В. Лущик, 1998), в процесі освоєння острова колоністи поступово вирубали ліси. Це викликало ерозію ґрунтів, зниження врожайності сільськогосподарських культур. Через відсутність потрібної деревини люди перестали будувати рибальські човни, що призвело до скорочення рибного промислу, а, зрештою, до занепаду економіки, міжусобиць, війн та катастрофічного скорочення чисельності населення.

До кінця середніх віків чисельність населення світу досягла 440 млн. чоловік. До цього періоду відноситься оволодіння енергією води й вітру (млини, повітряні двигуни). Тиск техніки на природу різко зріс. Почали застосовувати залізні плуги, зона розорювання переміщується з рівнин на схили гір. Збільшуються площі пасовищ, відбувається вирубування лісів, добування корисних копалин. На значних просторах Євразії природні ландшафти перетворюються на вторинні (Григорьев, 1991, цит. за: В.А. Боков, А.В. Лущик, 1998).

Усе це, паралельно з ростом населення, призвело до нової екологічної кризи, яку Н.Ф. Реймерс (1994) назвав кризою продуцентів. Ця криза проявилася у нестачі сільськогосподарської продукції, пов'язаної зі зниженням врожайності сільськогосподарських культур на фоні росту населення.

Криза була подолана завдяки використанню нової техніки в епоху промислової революції.

Можна сказати, що протягом стародавньої та середньовічної історії людства запаси і самовідтворення природних ресурсів значно перевищували потреби суспільства, тому глобальних змін природних умов під впливом людини не відбувалося.

Приблизно 50 років тому назад почалася сучасна екологічна криза, викликана забрудненням природного середовища і нестачею природних ресурсів. Паралельно насувається глобальна теплова криза, через збільшення викидів в атмосферу вуглекислого газу й посилення парникового ефекту.

Ще більш небезпечна криза – це криза надійності екологічних систем, що проявляється у втраті геосистемами і біосферою в цілому структури і стійкості (Реймерс, 1994).

Сучасна екологічна криза набула глобального, загальноземного характеру. Це означає, що виникла небезпека руйнування систем, які забезпечують життя людства і біосфери в цілому.

Провідними процесами, які викликають деструктивні зміни природного середовища на значних площах, є опустелювання, вирубування лісів, водна й вітрова ерозія ґрунтів, деградація океанічного середовища.

Аридне опустелювання – це комплекс процесів деградації середовища, включаючи зникнення природної рослинності, водну і вітрову ерозію ґрунтів, зменшення біологічної продуктивності екосистем у зоні посушливого клімату. Процес опустелювання відбувається, здебільшого, у перехідних зонах від вологих саван і рідколісся до пустель і найбільш яскраво проявляється в Середній Азії, в північних частинах Африки, на південному заході Північної Америки.

Провідними антропогенними факторами, які викликають аридне опустелювання, є надмірне випасання худоби, випалювання, вирубування і викорчовування дерев та чагарників, порушення гідрологічного режиму річок і водойм.

Процес аридного опустелювання можна спостерігати в зоні Приаралля. З обличчя Землі зникає одна з найбільших водойм світу – Аральське море. З початку 60-х років в його басейні почало інтенсивно розвиватися орошувальне землеробство, що призвело до незворотного вилучення значної кількості води. До 1990 року загальне зниження рівня моря складало 14 м, площа моря скоротилася на 40%, об'єм – на 60%, середня солоність води збільшилася втричі й складала 30 г/л. Водойма розділилася на Велике і Мале моря. Система взаємозв'язків у морі була порушена, внаслідок чого зникло понад 200 видів рослин і тварин. Окраїнні частини моря стали вогнищами солевих пилових бурь. Збільшилася глибина залягання підземних вод, зросла континентальність клімату. Внаслідок цього сталося опустелювання значної частини територій в зоні Приаралля. Різне погіршення природної обстановки і умов життя викликало підвищення кількості захворювань населення й дитячої смертності.

Основна причина Аральської кризи полягає в інтенсивному розвитку іригації в басейні річок Аму-Дар'я і Сир-Дар'я для вирощування бавовни і рису при безконтрольному і безкоштовному водокористуванні. Все вищезгадане дозволяє назвати Приаралля зоною екологічного лиха.

Арктичне опустелювання майже аналогічне аридному опустелюванню, але проявляється в умовах холодного клімату – в тундрі і лісотундрі. Як відомо, ці біогеоценози мають низьку відновлювальну здатність, що пов'язано з низькими температурами і повільним протіканням біохімічних процесів, низькою родючістю ґрунту, наявністю на незначних глибинах вічної мерзлоти. Фітоценози цих зон дуже чутливі до забруднення, легко порушуються під дією механічного навантаження (пересування всюдиходів, прокладання трубопроводів та ін.) і надзвичайно повільно відновлюються. У значній мірі це пов'язано з порушенням шару вічної мерзлоти і певного теплового режиму ґрунтів. Відтаювання ґрунтів призводить до просідання та утворення пливунів.

Вирубування лісів має місце у найрізноманітніших куточках земної кулі. Щохвилини у світі винищується близько 21 га лісів. Найбільш важкі наслідки обезліснення спостерігаються у вологих тропічних лісах та в місцях поширення вічної мерзлоти.

Так, наприклад, у басейні річки Амазонки, до зосереджено 10% видового різноманіття органічного світу, до початку 90-х років було вирубано від 10 до 25% лісової площі. Створення лісових плантацій (що

дуже ефективно у Західній Європі) було малоуспішним тому, що фітоценози, в яких немає листопадних дерев, не сприяють утворенню шару підстилки. Незважаючи на те, що флора і фауна басейну надзвичайно багаті, ґрунти характеризуються низькою родючістю. Рослини живляться переважно за рахунок рослинних залишків підстилки, які розкладаються. Це є основною причиною нестійкості екосистем, що помітно проявляється при активізації природокористування.

Після вирубування лісів ґрунти дають стійкий врожай лише на протязі трьох років. Близько 95% території, звільненої від лісу, використовується під пасовища, але протягом перших п'яти років їх продуктивність різко знижується.

Загибель вологих тропічних лісів Амазонії загрожує втратою біорізноманіття і порушення біохімічного балансу на усій планеті, адже ліси цього басейну виробляють близько 50% кисню, який продукується рослинністю світу, та поглинають близько 25% вуглекислого газу, який міститься в атмосфері Землі.

Проблема відносин людини і природи розглядається як особливий цілісний процес з властивими йому специфічними законами, більш загальними, ніж закони суспільства або природи, які діють в складній системі або надсистемі "суспільство-природа" (або "людина-природа", соціоекосистема (Голубець, 1997)). Цій системі властивий обмін речовинами, енергією та інформацією між її фізичними, біологічними й соціальними компонентами.

Зауважимо, що на відміну від біологічних систем, цілісність яких забезпечується біотичним кругообігом речовин, у системі "суспільство-природа" цей кругообіг носить якісно інший, соціальний характер (Голубець, 1997). Це проявляється у забезпеченні існування суспільства за рахунок речовин і енергії, взятих з природи.

За своєю сутністю такий обмін направлений не на стабілізацію природних процесів кругообігу речовин та енергії в природі, а на задоволення потреб суспільства. Це призвело до порушення функцій біосфери і загрожує людству екологічною катастрофою.

Глобальна криза проявляється у таких формах:

- забруднення навколишнього середовища відходами виробництва;
- нестача ресурсів;
- деградація ґрунтів і лісів, зменшення біорізноманіття;

- збільшення концентрації в атмосфері вуглекислого газу, пов'язане із спалюванням органічного палива;
- порушення озонового шару під дією газів з групи фреонів.

Однією з основних причин екологічної кризи є демографічний вибух, що призвів до перенаселення Землі. Дозволена законами біосфери чисельність населення Землі оцінюється величиною 0,5-1 млрд., тобто в сім разів нижче сучасної.

На думку багатьох учених (Коммонер, 1974; Шеляг-Сосонко, Стойко, 1987 та ін.) глибинна основа несприятливого техногенного впливу на природне середовище пов'язана з філософією споживання, яка включає культ речей та нестримну гонитву за благами життя. Надлишкове споживання – найбільш небезпечна загроза майбутньому людства. Зберегти природне середовище і саму себе людина може при умові переходу на нові світоглядні позиції, нову систему цінностей. Людство має зберегти біорізноманіття і забезпечити справедливе та стабільне використання його ресурсів та властивостей таким чином і такими темпами, які не призведуть у перспективі до його виснаження. Тільки при такому відношенні до природи у людства може бути майбутнє. Ці вимоги є обов'язковими і альтернативи їм немає (Шеляг-Сосонко, Ємельянов, 1997).

8.2. Синфітозологія в системі охорони природи. Історія розвитку

Загострення екологічних проблем викликало необхідність формування нової науки про охорону природи, для якої було запропоновано декілька назв: созологія, геосозологія, охорона природи, охорона біосфери, неогеніка та ін. (цит. за: Шеляг-Сосонко, Стойко, 1987). Виходячи з того, що суспільство є частиною біосфери як планетарної системи (геосистеми) і несе моральну відповідальність за забезпечення її функціональної рівноваги, найбільш логічною є біосферна концепція визначення сутності і завдань охорони природи. Тому було запропоновано назвати нову науку "геосозологія" й розглядати її як систему природоохоронних дисциплін, які включають созологію, заповідну созологію та ін. (Стойко, 1980).

В літературі широко використовується термін "созологія". За визначенням К.М. Ситника та ін. (1994), созологія – це галузь загальної екології, яка розробляє наукові основи охорони та використання

природного середовища, його екосистем, біоценозів, окремих популяцій рослин і тварин, включаючи всі форми взаємовідносин природи і суспільства.

На початковому етапі розвитку природоохоронної концепції, при розробці практичних заходів охорони рослинного світу, основна увага приділялась охороні генофонду рідкісних і зникаючих видів. Цей напрямок у созології був названий В.І. Чопиком (1978) "аутосонологія" (охорона окремих видів). З цією метою створювалися "Червоні книги", які включали раритетні рідкісні таксони рослинного і тваринного світу. Між тим, невдовзі, екологами було встановлено, що життєвість біологічних видів можна забезпечити тільки при умові збереження всіх угруповань та ландшафтів, з якими угруповання пов'язані екологічно і філогенетично.

У 1971 р. Є.М. Лавренко дав теоретичне обґрунтування необхідності збереження як раритетних, так і еталонних корінних типів рослинності, у 1977 р. С.М. Стойком було опубліковано список рідкісних рослинних угруповань Українських Карпат, що потребують охорони.

В.І. Чопиком (1978) було запропоновано назвати цей напрямок у охороні природи – "синфітосонологія" (охорона рослинних угруповань). Трохи пізніше С.М. Стойко (1980, 1998) обґрунтував такі завдання синфітосонології: *"Завдання синфітосонології полягає у вивченні причин та екологічних наслідків різних форм антропогенного впливу на фітобіоту, а також обґрунтуванні наукових засад збереження її ценотичної різноманітності з метою забезпечення спонтанного філогенезу"* (Стойко, 1998, с. 7).

Важливе значення для наукового обґрунтування охорони рослинного покриву мали XII Міжнародний ботанічний конгрес у Пенінграді в 1975 році та Перша всесоюзна конференція, присвячена охороні рідкісних рослинних угруповань, яка відбулась у Москві у 1981 році.

За останні десятиріччя питанням охорони раритетних угруповань присвячено праці багатьох зарубіжних вчених, зокрема – польських (Megwecka-Kornas, 1973), угорських (Kovacs, Prizter 1977), чеських (Cerovsky, 1977, Moravec et al., 1983) та ін., (цит. за: Ю.Р. Шеляг-Сосонко та ін., 1987)

Ю.Р. Шеляг-Сосонко та ін. (1987) у розвитку синфітосонології виділяють три етапи. На першому історико-географічному етапі (XIX ст., початок XX ст.) основна увага приділялась вивченню цікавих у

фітоісторичному та ботаніко-географічному відношенні природних комплексів. На другому етапі – етапі пасивної охорони природних комплексів - було сформовано географічну сітку заповідників, ботанічних резерватів та пам'яток природи, що мають забезпечити охорону раритетного фітогенофонду. На даному (третьому) етапі – етапі активної охорони вирішується завдання збереження фітоценотичного різноманіття рослинного покриву, що утворився внаслідок філоценогенезу в різних екологічних умовах.

У 1987 році ботаніками Національної академії наук України була створена перша у світі Зелена книга Української РСР, до якої було занесено 127 рідкісних і типових рослинних угруповань, серед них 93 синтаксони західних регіонів країни (Карпати, Волино-Поділля, Західне Полісся). Готується третє, більш повне, видання цієї книги.

Ботаніками Інституту екології Карпат у 1998 році було створено "Регіональну зелену книгу" ("Раритетні фітоценози західних регіонів України", 1998), до якої занесено 233 рідкісні синтаксони західних областей України в ранзі формацій, субформацій, асоціацій та наведена характеристика їх хорологічних та екологічних особливостей.

Сучасний стан розвитку синфітоценології свідчить про новий концептуальний підхід до збереження біорізноманіття з наголосом на його ценотичний аспект.

8.3. Раритетні фітоценози. Принципи виділення та оцінки рідкісних рослинних угруповань. Основні поняття

На даному етапі розвитку синфітосозології перед фітосозологами поставлено завдання збереження фітоценофонду як сукупності фітоценотичних таксонів (синтаксонів), тобто всього фітоценотичного різноманіття рослинного покриву, що утворилося в процесі філоценогенезу в різних екологічних умовах. Для його вирішення було визначено основні поняття, що стосуються охорони рідкісних фітоценозів та критерії виділення рослинних угруповань, які потребують охорони, розроблено їх категоризацію в залежності від науково-природознавчого і народногосподарського значення, а також обґрунтовано ефективні прямі і непрямі способи охорони (Шеляг-Сосонко; Стойко, 1987, Стойко, 1998). Під поняттям "фітоценофонд" слід розуміти ценотичну и синтаксономічну різноманітність рослинного покриву (як вираження його ценотичного

складу через певні синтаксономічні одиниці) окремих регіонів або географічних зон.

Під терміном "фітоценотична різноманітність" розуміють різноманітність рослинного покриву на різних синтаксономічних рівнях.

Пріоритетне значення у виборі критеріїв для виділення рослинних угруповань з метою їх охорони має поліфункціональну роль, яку вони виконують у розвитку біосфери і суспільства.

Рідкісними або раритетними слід вважати фітоценози, які відрізняються від звичайних зонально чи азонально, поширених рослинних угруповань з оригінальним складом ценокомпонентів і своєрідною ценотичною структурою, а в окремих випадках – біологічною продуктивністю, які в результаті впливу різних факторів на процес розвитку рослинного покриву, трапляються в певному регіоні на обмеженій площі й цікаві в геоботанічному та екологічному відношенні, які мають практичне значення для галузей народного господарства, пов'язаних з використанням та відновленням рослинних ресурсів і тому заслуговують на охорону. (Стойко, 1998).

Фітоценози, що стали рідкісними в результаті впливу природних факторів (кліматичних, ґрунтових, гідрологічних, генетичних та ін.) називаються первинно-рідкісними. Раритетність цих фітоценозів – наслідок історичного розвитку фітоценотичних комплексів у різних екологічних умовах (філоценогенез).

Первинно-раритетні фітоценози характеризуються високою α -різноманітністю, стійкими і різноманітними консортивними зв'язками між компонентами біоценозу в цілому, а також несуть в собі важливу екологічну інформацію про особливості їх структури. Тому охорона цих еталонів природи має важливе значення для вивчення історії формування рослинного покриву та збереження ценотичної різноманітності фітобіоти.

Протягом агрокультурного періоду, внаслідок дії різних форм антропогенного впливу на довкілля, виникли вторинно-рідкісні фітоценози. Так, наприклад, у передгір'ї Закарпаття, у поясі буково-дубових і дубово-букових лісів, внаслідок вибіркового рубок, сформувалися монодомінантні бучини. Серед них місцями збереглися осередки корінних дібров з дуба скельного (*Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl.). Вторинно-рідкісними у Карпатах є сфагнові болота Чорне багно (Іршавський р-н), Глуханя (Міжгірський р-н) та ін. Охорона цих угруповань

необхідна для вивчення антроподинамічних змін у рослинному покриві та обґрунтування напрямків реконструкції трансформованих фітоценозів.

До вторинно-рідкісних фітоценозів належать також цінні насадження, створені із аборигенних чи перспективних екзотів (наприклад, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, *Larix europaea* DC. та ін.) (Стойко, 1998).

Для розробки созологічної категоризації С.М. Стойко (1998) застосував такі критерії рідкісних фітоценозів: наявність у їх складі рідкісних і зникаючих видів рослин, у першу чергу включених до "Червоної книги" едифікаторів, субедифікаторів та асектаторів; наявність рідкісних диких предків культурних рослин, що можуть мати значення для покращення їх генетичної сортової структури; оригінальність фітоценозів; екологічне значення фітоценозів для збереження раритетних видів фауни (наприклад, болотяної черепахи, глухаря та ін.); географічні особливості поширення фітоценозів, наприклад, на межі ареалу виду, азональні фітоценози, корінні фітоценози у трансформованих масивах; характер природного відновлення та ценотична стабільність; наукове й народногосподарське значення (цінна насіннева ділянка, лісовий генетичний резерват) тощо.

Для проведення созологічної оцінки і застосування диференційованих методів консервативної та активної охорони необхідна категоризація раритетних угруповань. У 1983 році С.М. Стойко (1983) запропонував сім категорій раритетних фітоценозів, а згодом скоротив їх кількість до шести (Стойко, 1998).

Наводимо шість созологічних категорій рідкісних фітоценозів, розроблених на підставі вище згаданих критеріїв за С.М. Стойком (1998).

Перша созологічна категорія. Включає фітоценози природного походження, в яких едифікаторами, співедифікаторами або асектаторами є занесені до "Червоної книги України" (1996) види, рідкісні дикі предки культурних рослин, а також інші раритетні ендемічні й реліктові види, що мають тенденцію до скорочення ареалу. Площа, зайнята такими фітоценозами, зменшується внаслідок природно-історичних причин або внаслідок антропогенного впливу.

В Карпатах до цієї категорії належать фітоценози *Lariceta polonicae* (2 локалітети), *Alnetum (incanae)-syringosum (josikaeae)* (6 локалітетів), угруповання формацій *Fraxineta ornii*, *Saliceta herbaceae*, *Ribeta carpatica* та ін.

Друга созологічна категорія. Об'єднує фітоценози природного походження, які включають ті ж види, що й перша категорія, але їх популяції відзначаються задовільним природним відновленням, ценотичною стійкістю й стабільністю ареалу. Зменшення зайнятих цими угрупованнями площ пов'язане з різними формами антропогенного впливу й може досягти критичної межі в разі його продовження. У регіоні Карпат до цієї категорії належать угруповання формації *Khododendreta kotschyi*, *Trapeta natantis*, *Narcisseta angustifolii* та ін.

Третя созологічна категорія. До неї належать фітоценози природного походження, ценокомпонентами яких є рідкісні рослини з пониженим еколого-біологічним потенціалом на межі ареалу чи висотного поширення або ті, що збереглися в трансформованих масивах. Їх площа може скорочуватися внаслідок господарського чи стихійного впливу. До цієї категорії належать фітоценози формацій *Tilieta tomentosae* (Закарпаття), *Cariceta humilis* (Волино-Поділля) та ін.

Четверта созологічна категорія. Включає фітоценози, едифікатори або компоненти яких сприяють збереженню раритетних видів тваринного світу. До таких належать, наприклад, біотопи глухаря (*Tetrao urogallus*), орла-беркута (*Aquila chrisaetos*), болотяної черепахи (*Emys orbicularis*) та ін.

П'ята созологічна категорія. До неї належать угруповання, ценокомпоненти яких відзначаються особливими фено- або генотипічними ознаками (наприклад, лісові генетичні резервати, еталони високопродуктивних деревостанів), а також фітоценози, що включають рідкісні та зникаючі лікарські рослини. До цієї категорії належать високопродуктивні пралісові фітоценози Карпат та ін.

Шоста созологічна категорія. Включає раритетні культурфітоценози, створені з аборигенних або перспективних інтродукованих видів. Вони виконують роль фітоценозів для лісового господарства і є цінними лісонасінневими ділянками. До неї належать фітоценози з домінуванням модрин європейської (*Larix decidua* Mill.) та польської (*Larix polonica* Racib.) та ін.

8.4. Шляхи охорони раритетних фітоценозів

Знання закономірностей та властивостей рослинних угруповань дає ключ до вирішення майже всіх природоохоронних питань. Наприклад –

розмноження загрожуваного виду. Для цього необхідне тільки відповідне середовище, немає необхідності моделювати природні угруповання в цілому, а достатньо створити тільки модель умом в яких формується його ніша. Розмножений вид можна повернути в угруповання, з якого він випав.

Такий досвід мають фітоценологи багатьох країн (США, Німеччини та ін.).

Всю систему зв'язків у екосистемі відтворювати немає потреби. Можна спростити задачу, якщо фундаментальні ніші раритетних видів дуже широкі: виключити з такого угруповання сильні конкуренти, які різко зменшують об'єм реалізованої ніші слабших видів. Знаючи основні вимоги виду, можна розмножувати рослину, на перший погляд, у невідповідних умовах, наприклад, виростити журавлину – рослину сфагнових боліт – без сфагнума, на промитому від солей кальцію піску. Який-небудь вид трав'янистого ярусу діброви можна розмножувати під штучним навісом, адже рослині байдуже, чим створений тіньовий режим. Але тут йдеться тільки про розмноження видів, а зберегти їх життєвість можна тільки у природних угрупованнях.

Для підтримання стійкості і стабільності фітоценозу потрібно знати, наприклад, в якій мірі компоненти угруповання впливають один на одного, наскільки тісні зв'язки зникаючого виду з угрупованням, в якому напрямку відбуваються сукцесії і як підібрати оптимальний режим господарювання для даного угруповання. Адже, далеко не для кожного фітоценозу повне заповідання – кращий спосіб його збереження. Наприклад, щоб зберегти загрожувані види на вторинних луках Карпат (пізньоцвіт осінній, орхідні, нарцис вузьколистий та ін.), необхідно підтримувати сінокісний режим, скорельований зі строками плодоношення цих видів. Повне заповідання призводить до експансії деревних порід і поступової заміни лучних угруповань лісовими.

Одним з методів збереження раритетних фітоценозів є їх відтворення або моделюванням у ботанічних садах. Незважаючи на складність цієї проблеми, є позитивний досвід по створенню близьких до оригіналу штучних копій природних угруповань. В основу таких робіт покладені знання законів організації та динаміки угруповань.

Українські ботаніки, починаючи з 50-х років ХХ століття, створили штучні ліси у степовій зоні України. Детальне вивчення структури, динаміки, стійкості лісових насаджень (чистих та змішаних), а також

розробка їх типології здійснені групою учених під керівництвом професора О.Л. Бельгардта ("Искусственные песа степной зоны Украины", 1960).

Російські ботаніки В.В. Скрипчинський та Д.С. Дзибов відтворили у Ставропольському ботанічному саду степові і навіть, лісові ділянки (Миркин, 1988). Степове угруповання відтворюється "висіванням" або роздробленням на дрібні шматки (розміром 1-5 см) дернин. Адже дернини містять в собі всі компоненти угруповання; необхідний запас насіння, вегетативні органи розмноження – кореневища, цибулини, бруньки відновлення на кореневих паростках та в пазухах листків і т.д.

Д.С. Дзибов (цит. за: Б.М. Миркин, 1988) запропонував скошувати степову траву у три строки, щоб захопити період дозрівання більшості рослин і потім "висівати" отримане сіно в ґрунт, позбавлений рослин. В сіні насіння дозріває й висипається в ґрунт, а саме сіно створює сприятливий режим його зволоження. Частини рослин, що розкладаються, створюють сприятливі алелопатичні взаємовідносини у молодому ценозі. Через 3-4 роки формується степове угруповання з чітко диференційованими нішами. У штучному степу вже через три роки можна проводити заготівлю сіна.

Аналогічний метод відтворення лісів використовують у США на порушених промисловістю землях. Їх покривають тонким шаром лісового ґрунту, де міститься необхідний банк зачатків, з яких формується лісове угруповання (Farmer, Cunningham, Barnhill, 1982, цит. за: Б.М. Миркин, 1988).

Цікаві дослідження по відтворенню й моделюванню фітоценозів проведені в Закарпатті під керівництвом В.І. Комендара. В околицях м. Мукачева, на площі 2 га ще 50 років тому, створено чайну плантацію, що на сьогодні є найбільш північною у Європі ділянкою чайного куща.

Класичним способом охорони раритетних фітоценозів є заповідання територій, на яких вони зустрічаються. Як відомо, раніше заповідні території створювалися для збереження раритетних видів рослин і тварин. Паралельно із цією функцією починає формуватися функція збереження інших компонентні природи або всього ландшафту, яка втілюється у таким категоріях, як "ландшафтний заказник", "національний парк" тощо.

Таким чином, простежується така еволюція функцій заповідних об'єктів: охорона частин популяцій окремих видів → охорона популяцій →

охорона раритетних фітоценозів → охорона екосистем → (біоценозів) → охорона природно-територіальних комплексів охорона → ландшафтів.

На сьогодні важливим є питання трансформації існуючих національних природно-заповідних мереж у зв'язку з новою парадигмою соціології – парадигмою охорони біорізноманіття – в єдину міжнародну континентальну мережу (Шеляг-Сосонко, Смельянов, 1997).

Заповідні території виконують цілу низку важливих для суспільства функцій (Стойко, 1980):

1. Консерваторська функція полягає в тому, щоб за допомогою заповідання зберегти зникаючі і реліктові ендемічні види рослин і тварин, угруповання, біоценози та цілі ландшафти, тобто зберегти все біорізноманіття екосистем заповідної території.
2. Біогенетична функція полягає у тому, щоб за допомогою науково обґрунтованої мережі заповідних територій зберегти сприятливі екологічні умови, необхідні для забезпечення нормального еволюційного розвитку біосистем.
3. Науково-дослідницька функція – забезпечення на базі заповідних об'єктів "природних лабораторій", необхідних для проведення стаціонарних досліджень структури і динаміки природних екосистем і функціонального взаємозв'язку між їх компонентами.
4. Захисна функція полягає в тому, що рослинність заповідних масивів сприяє підтриманню екологічної рівноваги не тільки на охоронній території, але й прилеглих до неї територій. Особливо важлива така функція в гірських регіонах, в басейнах річок, навколо озер і водосховищ.
5. Господарська функція – збереження на заповідних територіях цінних для лісового та сільського господарств, а також для фармацевтичної промисловості рослинних ресурсів. Заповідні фітоценози (високопродуктивні праліси, природні луки) є одночасно природними моделями ведення лісового та сільського господарств і стандартами при реконструкції штучних фітоценозів.
6. Соціальна функція. Природа є джерелом всіх матеріальних цінностей, які створює людина. Тільки через працю, тільки в процесі праці здійснюється взаємодія суспільства і природи, яка виражається у обміні речовиною, енергією та інформацією. Основні аспекти взаємозв'язку суспільства з природою – це

науковий, естетичний, виховний і оздоровчий (Шеляг-Сосонко, Стойко, 1987).

7. Культурна і дидактична функції. Заповідні території включають цікаві в науково-природознавчому і цінні в народногосподарському відношенні територіальні комплекси, які мають високі ландшафтно-естетичні якості. Такі об'єкти мають важливе культурне природознавче, природоохоронне і виховне значення.

Відомий німецький поет й природознавець Й.В. Гете у романі "Страждання молодого Вертера" (1774) писав; *"Природа – єдина книга, кожна сторінка якої сповнена глибоким змістом"*. Таємниці природи, закономірності її розвитку, велич і краса природи завжди єднали в Й.В. Гете вченого і поета.

За станом на 1 жовтня 1999 року мережа природно-заповідного фонду складала 4,07% території України (Природно заповідний фонд України..., 1999).

8.5. Особливості охорони різних типів фітоценозів

8.5.1. Охорона лісових фітоценозів

Домінуючим за площею і фітомасою типом рослинності як в масштабі земної кулі, так і в Україні, є ліси. В залежності від їх народногосподарського значення, місцезростання і функцій ліси поділяються на три групи.

До першої групи відносяться ліси, які виконують, переважно, водоохоронні, захисні, санітарно-захисні й оздоровчі функції, а також ліси на природно-заповідних територіях, лісопарки, ліси горіхопромислового та плодового значення та ін. На Україні ліси першої групи займають 47,5% лісового фонду. Заповідні ліси України займають близько 900 тис. га (Природно-заповідний фонд України..., 1999).

Використання деревини в лісах першої групи проводиться такими способами і в таких масштабах, щоб зберегти і посилити їх корисні соціально-економічні властивості.

У лісах другої групи господарство орієнтовано на комплексне використання всіх ресурсів та їх розширене відновлення. Тут проводяться всі види рубок, але приділяється відповідна увага підтриманню їх екологічного та соціального значення.

Лісів третьої групи – експлуатаційних – в Україні немає.

Отже, всі ліси країни, незалежно від їх місцезнаходження, підпорядкування і належності до природно заповідного фонду, знаходяться під охороною і мають обмеження в лісокористуванні (Плюта, 1991).

Ліси відіграють важливу роль в організації біосфери. Завдяки накопиченню великої кількості фітомаси ліси є стабілізаторами кругообігу речовин і суттєво впливають на клімат (Васильєв, 1974).

Однією з важливіших функцій лісу є ґрунтозахисна. Ліси затримують опади на поверхні своєї фітомаси, накопичують вологу в лісовій підстилці (в 5-6 разів більше, ніж її суха фітомаса). Для лісових ґрунтів характерна висока гігроскопічність, що разом з іншими факторами зменшує поверхневий і збільшує ґрунтовий стік. Ґрунтові води, які формуються під лісом, очищені від дрібнозему і за своєю цінністю майже незрівняні з тими, що накопичуються у водосховищах. Такий перерозподіл вологи на протязі року сприяє зниженню паводків весною, збільшує надходження вологи в річки влітку (водорегулююча функція).

П.Г. Плюта (1991) виділив чотири класи функцій лісу:

- I. Соціальний
- II. Господарсько-екологічний.
- III. Ландшафтно-стабілізуючий.
- IV. Господарсько-сировинний.

До недавнього часу людина не задумувалася над тим, що природа забезпечує їй газообмін, очищення вод, регулювання стоку, кругообіг поживних речовин, газовий склад атмосфери та інші ландшафтно-стабілізуючі функції. Коли втручання людини в оточуюче середовище зросло до такого ступеню, що почало впливати на глобальну екологічну рівновагу, тобто на функцію біосфери в цілому, виникла необхідність багатосторонньої оцінки соціально-економічних функцій рослинності і, в першу чергу лісів.

Як підкреслював Ю. Одум (1975), до тих пір, поки ми не навчимося точніше визначати, до яких меж можна безкарно розвивати сільське господарство й урбанізацію за рахунок захисних частин ландшафту, було би безпечніше зберігати ландшафт, наскільки це можливо, у недоторканості.

Ліс підвищує мінімальні і знижує максимальні температури повітря. Ліси, будучи механічним бар'єром, зменшують швидкість вітру та

імовірність вітрової ерозії, інтенсивність випаровування з прилеглих сільськогосподарських угідь (кліматоутворююча функція).

Ліс – багатофункціональна екологічна і соціальна система. З розвитком суспільних потреб та наукового пізнання кількість та різноманітність функцій лісу поступово зростає.

Цілком природно, що авторам книги хочеться розглянути проблеми охорони лісів через призму екологічних проблем, пов'язаних з Карпатами.

В карпатських екосистемах найбільш визначними серед рослинності є лісові угруповання. Згідно з даними Ю.Р. Шеляг-Сосонка та ін. (1996), площа державних лісових земель в Карпатах дорівнює 10465 тис. га, з них площа лісів становить 10331 тис. га. У держлісфонді широколистяні ліси займають 60% (з них букові – 60%, дубові – 7%, ялинові та ялицеві – 33%). Що стосується Закарпатської області, то загальна площа лісів, згідно даних І.Ю. Федурця та ін. (1997), становить 688,7 тис. га. Лісистість області становить 50,5% території. Лісовий фонд представлений розмаїттям деревних та чагарникових порід з переважанням бука (58,1%) ялини та ялиці (30-31,6%), дуба, ясена та інших порід (10,3%). Експлуатаційні ліси становлять 48% території, а решта її – це заповідники, національні парки та інші природоохоронні об'єкти (ґрунто-, водозахисні, водорегулюючі насадження, зелені зони, курортні ліси).

В Закарпатті, як і в інших гірських регіонах, лісова рослинність має вплив на розвиток багатьох галузей народного господарства. Таким чином, лісові екосистеми мають вагомe народногосподарське значення, а тому потребують раціонального використання та охорони.

Звертаючись до історії експлуатації лісів області, змушені констатувати неоднакове відношення до лісової рослинності в різні суспільно-історичні часи. За період багатовікового австро-угорського панування, особливо у середні віки, в лісах Закарпаття проводились промислові рубки, які хоч і не перевищували розрахункові лісосіки, та все ж таки завдавали лісам значної шкоди. У XVII-XVIII століттях був високий попит на промислову деревину, яка із Закарпаття вивозилася в західноєвропейські країни. В той час у лісівництві панувало наукова думка про те, що відновлення лісів слід проводити чистими ялинниками (монокультурами), оскільки ялина звичайно є швидкорослою і має широку екологічну амплітуду та широкий вертикальний діапазон в горах. Лісівниками були допущені принципові помилки, адже ялина розвиває поверхневу систему і на малопотужних ґрунтах гірських схилів ялинники

нестійкі до ураганних вітрів. Цей період у лісівництві називають "ялиноманією". Захоплення ялиною було викликане ще й тим, що, на той час, не були відомі способи штучного відновлення бука, тому місця вирубаних бучин засаджувалися ялиною.

Найбільшої шкоди лісам регіону було завдано в радянський період, починаючи з 1944 р. Промислові рубки в той період часто в два-три рази перевищували розрахункові лісосіки і проводились з порушеннями правил рубок. На місцях зрубів створювалися монодомінантні ценози з ялини.

За останні роки фахівці лісового господарства Закарпаття розробили способи поновлення лісу на лісовирубках, беручи за модель природні фітоценози, які, як правило, складаються з основних порід і порід-супутників. Важливими консортами деревних порід є гриби. Зважаючи на це, фітоценологи та екологи пропонують для відтворення лісових ценозів підсіювати ґрунт, взятий із стиглого лісу з підстилкою, де знаходяться гіфи грибів та різні мікроорганізми. Зміцнення взаємозв'язків між елементами екосистеми сприяє налагодженню трофічних ланцюгів, кругообігу речовин та енергії.

Науковцями Закарпатської лісодослідної станції розроблена система правил експлуатації лісів головного користування. Згідно з цими правилами, ширина лісосічної смуги не повинна перевищувати 50-60 м; суцільні лісосіки заборонені, особливо на крутих схилах, через небезпеку виникнення селевих потоків під час тривалих дощів та наступну ерозію ґрунтів; трелювання лісу повинно проводитись легкою технікою і, переважно, взимку, коли ґрунтовий покрив більш стійкий до порушень. Рубки у букових пралісах суворо заборонені. На жаль, через недотримання правил експлуатації лісів у Закарпатській області як у радянський період, так і в часи суверенної України, а також через перевищення розрахункової лісосіки, були порушені водорегулююча, ґрунтозахисна та кліматоутворююча функції лісів. Разом з екстремальними метеорологічними обставинами у листопаді 1998, а також у березні 2000 років, під час повеней виникли селеві потоки, які знесли численні будинки у гірських селах та завдали величезних збитків народному господарству області (рис 17). Тепер у місцях, де можуть повторно виникнути селеві потоки, будуються опірні стінки, по руслу річок – дамби, резервуари для води. На це витрачаються значні кошти. Коли людина знищує вічних вартових гірських схилів – дерева, які безкоштовно виконують свої функції, тоді вона сама мусить захищатися від стихії. Так,

наприклад, в Усть-Чорнянському держлісгоспі проведені концентровані рубки, внаслідок чого окремі гірські схили, позбавлені лісового покриву, перетворилися в кам'янисті пустирі.

Особливо важливу роль у збереженні рівноваги екосистем Карпат відіграють стиглі бучини та ялинники. У 1946 році вони займали 56% усієї лісової площі області, а в 1990 – лише 21%. Вирубування пралісів призводить до збіднення генофонду та порушення процесів спонтанного ценогенезу лісових угруповань. Адже чим старше угруповання, тим тісніші консортивні зв'язки між його компонентами, вища альфа- та бета-різноманітність. Сукцесійні процеси сповільнюються, фітоценоз поступово досягає рівноваги з екотопом. Саме праліси (клімаксові угруповання) здатні найповніше виконувати захисні функції гірських схилів. Приполонинські ліси та криволісся, утворене сосною жереп, ялівцем сибірським (*Juniperus sibirica* Burgsd) та душекією зеленою, виконують роль водоприймачів під час дощів і поглинають воду, яка стікає з полонин (рис 18.).

За даними М.А. Голубця (1991), на територію Українських Карпат і їх передгір'їв щорічно випадає близько 33 км³ опадів. За умов первинного, незміненого людиною біогеоценотичного покриву до 95% цих опадів трансформувалось у внутрішньогрунтовий стік і знову випаровувалося в атмосферу. Тільки близько 5% води (1,7 км³) стікало поверхневим стоком у русла річок. За умов сучасного біогеоценотичного покриву, коли лісистість становить лише 55%, поверхневий стік збільшився у 2,8 рази, просочування води в ґрунт зменшилося на 360 млн. кубометрів, а фізичне випаровування з поверхні крон дерев і транспірація знизилися на 1,5 км³. У Бескидах, найбільш освоєній людиною частині Карпат, ці зміни ще глибші: щорічні втрати води внаслідок поверхневого стоку зросли в чотири рази, а сонячної радіації – до 10¹⁴ ккал. Клімат на цій території став холоднішим і сухішим.

За останні десятиріччя верхня межа лісу, внаслідок пасовищної дигресії на полонинах та вирубування, знизилась на 300-400 м, що також сприяє виникненню катастрофічних повеней та селєвих потоків (рис. 19, 20).

З плином часу список раритетних фітоценозів Карпат поповнюється, з одного боку, у зв'язку з покращенням стану вивченості фітоценозів у регіоні, а з іншого – у зв'язку з деградацією лісів внаслідок антропогенного та стихійного впливів. Так, наприклад, (С.М. Стойко, 1998), фітоценози з

участю реліктового виду сосни звичайної збереглися лише в двох локалітетах: на південному схилі гори Клева в Горганах (800-850 м н.р.м.) на території Ізківського лісництва та на вершині гори Вежа в Бескидах, що на території Підполозянського лісництва. Вони представлені асоціаціями *Pinetum myrtillosum*, *P. pteridiosum*, *P. sphagnosum*.

На значно більших площах збереглися в Закарпатті фітоценози сосни кедрової, переважна більшість яких приурочена до Вододільних Горган (гори Талпіширка – 1508 м н.р.м., Попадя – 1742 м н.р.м.). Панівними асоціаціями є *Cembreto-Piceetum myrtillosum* й *Cembretum sphagnosum*.

Карпатський ендем – модрина польська, зустрічається разом з сосною в угрупованнях *Lariceto-Cembreto-Piceetum myrtillosum* й *Piceeto-Cembretum myrtillosum*, *Cembreto-Piceetum sphagnoso-myrtillosum*.

Острівні локалітети дуба скельного представлені асоціаціями *Quercetum (petraeae) myrtillosum*, *Q. p. luzulosum (luzuloidis)* та *Q. p. roosum*, що збереглися в басейні р. Уж (Костринське лісництво), у басейні р. Тур'я (Тур'я-Полянське лісництво), на південному схилі гори Кобила (Кобилецько-Полянське лісництво).

У формації букових лісів Закарпаття рідкісними є теплолюбні бучини перлівкові (*Fagetum melicosum uniforae*) на горі Вежа та тисові бучини (*Taxeto-Fagetum hederosum*, *T.-F. myrtillosum*), що збереглися в Угольському заповідному лісництві.

Особливою ботаніко-географічною рисою Закарпаття є наявність рідкісних фітоценозів, едифікаторами чи співедифікаторами яких є види з південно-європейськими, балканськими та субсередземноморськими зв'язками. До них належать діброви з дуба скельного деренові (*Quercetum (petraeae) cornosum*), бирючинові (*Q. p. ligustrosom*) та ясеніві – з ясеня білого (*Fraxineto (orni)-Quercetum (petraeae)*), діброви з дубів скельного й Далешампе (*Q. daleshampii* Ten.) тимофіївкові (*Quercetum (petraeae-dalechampii) phleosum (phleoidis)*), що поширені на сонячних схилах вулканічної гряди. На північних схилах вулканічної гряди поширені липово-дубові та липові (з липи сріблястої – *Tilia argentea* Desf. ex DC.) ліси (*Querceto (petraeae)-Tilietum (argenteae) mercurialidosum*, *Tilietum (argenteae) mercurialidosum*).

Локалітети згаданих угруповань охороняються в заказнику загальнодержавного значення "Чорна Гора". З середнього голоцену на терасах у верхів'ї гірських рік Жденіївки, Ріки, Латориці збереглися

острівні локалітети карпатського ендему – бузку угорського (*Syringa josikaea* Jacq. fil.) в угрупованнях *Alnetum (incanae) syringoso-filipenduloso-calthosum*, *Alneto (glutinoso)-Fraxinetum (excelsioris)-syringoso-calthoso-asarosum*, *Fraxinetum (exelsae)-syringoso-petasitosum*.



Рис. 17. Береги р. Теремля після повені (фото. А.А. Ковальчука, 2000 р.).



Рис. 18. Криволісся із сосни-жереп та ялівцю сибірського на вершині г. Стримба (1719 м н.р.м.)
(фото Л.М. Фельбаби-Клушиної, 2000 р.).



Рис. 19. Розріджені зарості ялини на межі її висотного поширення в Карпатах
(г. Стримба)
(фото Л.М. Фельбаби-Клушиної, 2000 р.).



Рис. 20. Відмирання ялини біля верхньої межі лісу в Карпатах (г. Дарвайка)
(фото Л.М. Фельбаби-Клушиної, 2000 р.)

Серед раритетних фітоценозів карпатського високогір'я переважають угруповання з участю аркто-альпійських та альпійських видів. З 169 синтаксонів, що наводяться К.А. Малиновським для високогір'я Українських Карпат, 35 є раритетними й належать до першої та другої фітосозологічних категорій (Стойко, 1998).

Щоб покращити становище карпатських екосистем, необхідно, в першу, чергу покращувати екологічну освіченість працівників лісового господарства та населення області. Глибоке розуміння закономірностей розвитку рослинного покриву дасть змогу вести науково обґрунтоване природокористування і зберегти зелені Карпати для наступних поколінь.

8.5.2. Охорона степової рослинності

Трав'янисті степи колись займали на території Євразії величезні простори. Вся Центральнорозомна область, Україна, Нижнє та Середнє Поволжя, Казахстан, Західний Сибір та окремі ділянки, аж до Забайкалля, були покриті безкрайнім морем трав. У наш час степи, особливо в Європі, майже повністю розорані й первозданних цілинних ділянок не залишилося. Тільки значні шари чорнозему – цього багатства,

яке дісталось нам у спадщину від степової рослинності, свідчать про те, що там, де тепер сільськогосподарські лани, колись росла ковила.

Очевидно, що з усіх типів рослинності Європи і України степи – один з найбільш знищених типів рослинності. Це пов'язано з тим, що чорноземні ґрунти найродючіші і найпридатніші для землеробства. Крім того, в степовій зоні ще в неоліті виникло скотарство. З розвитком продуктивних сил змінювалася інтенсивність та різноманітність факторів впливу (розорювання, сінокосіння, будівництво доріг, промислових об'єктів та ін.). Сучасне антропогенне навантаження на травостій у багато разів перевищило вплив людини у минулі епохи і в багатьох випадках зміни ландшафтів, у тому числі і степових, виявилися незворотними.

Степам властивий багатий фітогенофонд, утворений рослинами, які повністю зникають після розорювання. Серед степових рослин багато цінних кормових: стоколос прибережний (*Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub), келерії гребінчаста (*Keleria cristata* (L.) Pers.) та сиза (*Keleria glauca* (Spreng.) DC.), люцерна румунська (*Medicago romanica* Prod.), горошок тонколистий (*Viciae tenuifolia* Roth) та ін.; ефіроолійних: чебреці кримський (*Thymus tauricus* Klok. et. Shost.), молдавський (*T. moldavicus* Klok. et Shost.) та вапняковий (*T. calcareus* Klok. et Shost); лікарських: горицвіт весняний (*Adonis vernalis* L.); декоративних: види *Papaver*, *Tulipa*, *Stipa* та ін.; дубильних: види *Genista* та ін. Степове сіно характеризується особливою поживністю та значним вмістом вітамінів (Кожевников, 1955).

Найбільш важливою є ґрунтоутворююча функція степів. В.В. Докучаєв встановив, що чорнозем утворився внаслідок перегнивання степових рослин в умовах посушливого клімату. Отже, із знищенням чи зміною рослинності поступово змінюється структура ґрунту та біоценозу в цілому. Відомо, що з розорюванням степів зникло чимало не тільки рослин, але й тварин (благородний олень, сайгак, байбак, стрепет та ін.) (Веденьков, 1971). Багато видів фауни і флори знаходяться на межі зникнення.

У Європі до кінця XVIII ст. були розорані й освоєні, по суті, всі водороздільні ділянки лісостепу, тобто лучні степи, а освоєння справжніх степів почалося ще раніше – з середини XVIII ст. До кінця XIX ст. практично були розорані всі степи. Про це свідчать пропозиції В.В. Докучаєва (1894 р.) створити в Росії хоча б один державний степовий заповідник для того, щоб зберегти для майбутнього покоління, для науки і практики, ділянки цілинних степів, оскільки найбільш реальною, як відомо,

є охорона степової рослинності саме в умовах заповідників (Семенова-Тян-Шанская, 1971).

У 1919 р. на території України було організовано приватний ботанічний сад та зоологічний парк на степовій ділянці Асканія-Нова власником цих земель Ф.Е. Фальц-Фейном. У 1921 р. тут був створений перший державний степовий заповідник, а в 1984 р., за рішенням Координаційної ради ЮНЕСКО, "Асканію-Нова" було названо біосферним заповідником – еталоном природи посушливого степу.

У 1961 р. був створений Український степовий заповідник, який зараз складається з декількох ділянок-філіалів, що утворюють зональний профіль з півночі на південь: "Михайлівська цілина", де представлені лучні степи, "Хомутовський степ" – охороняється справжній різнотравно-типчаково-ковиловий степ, "Кам'яні могили" та "Крейдяна флора" – де зустрічається степова рослинність на виходах кам'яних порід. У 1968 р. був створений Луганський степовий заповідник, який включає "Стрілецький степ", "Провальський степ" та Станично-Луганську філію заповідника, де охороняються, переважно, справжні та лучні степи.

У Чорноморському біосферному заповіднику представлені найпівденніші степи України. Фрагменти степів часто зустрічаються на територіях національних парків, заповідних урочищ (резерватів). Так, наприклад, на Опіллі утворені степові резервати "Біла гора" та "Лиса гора". На Поділлі степова рослинність представлена у ландшафтних заказниках "Подільські Товтри" та "Кременецькі гори".

На Закарпатті елементи степової та лісостепової флори представлені у резерватах Чорна гора та Юліївська гора (Виноградівський район).

Степові заповідники характеризуються специфічним заповідним режимом, що пов'язаний з особливостями степових фітоценозів.

Середньорічна кількість опадів у степах не перевищує 350-450 мм, а іноді й 200 мм. Степовим рослинам властива ціла низка пристосувань до посухи: випаровування ефірних масел, які обволікають рослину густою атмосферою парів, завдяки чому циркуляція повітря навколо них сповільнюється і зменшується випаровування; густе опушення, зменшення площі листової поверхні. Крім того, рослини степів пристосувалися до майже прямого сонячного проміння (компасні рослини). Характерним явищем рослинного світу степів є особлива життєва форма "перекоти-поле". Коренева система степового покриву

пристосована до максимального використання вологи. Міцні і об'ємні кореневі системи степових злаків зімкнені між собою як густі щітки і майже не залишають місця для поселення інших рослин.

Під впливом надмірного випасання худоби рослинний покрив степу різко змінюється. Перш за все, худоба сильно ущільнює ґрунт копитами, змінюючи його гідрологічний режим в гірший бік. Сильне ущільнення поверхневих шарів ґрунту перешкоджає проникненню до них води, яка стікає по схилах у понижені місця. Ущільнення ґрунту призводить також до підвищення його капілярності і, відповідно, викликає посилене випаровування ґрунтової води. Із рослин першими на посилене випаровування реагують ковили, об'ємні дернини яких розбиваються копитами, в той час як типчак, який має дрібніші дернини і стійкіший до випасання, розвивається краще. Та тривале і надмірне навантаження призводить до того, що й типчак зникає, поступаючись місцем тонконогу бульбистому. Степ поступово перетворюється у безплідну толоку.

Дослідження, проведені в заповіднику Асканія-Нова підтверджують, що випасання має не тільки негативний вплив на даний тип рослинних угруповань. На ділянці, де випасання було повністю припинене на декілька років, рослинний покрив не покращився, а, навпаки, погіршився. Потужні дернини ковили, сприяють утворенню так званого рослинного войлоку, утвореного відмерлим листям, який перешкоджає нормальному розвитку злаків. При помірному випасанні цього не відбувається, оскільки худоба своїми копитами розпушує войлок, що, в свою чергу, регулює розвиток ковили. Дослідження показали, що в умовах столового заповідника для підтримання стабільності видового складу необхідне помірне навантаження (Семенова-Тян-Шанская, 1971).

П.С. Погребняк та І.Д. Давиденко (1971) вважають, що на степові заповідники України помітно впливають результати діяльності людини. Зокрема, території заповідників обсажені лісовими захисними смугами, які виконують роль демаркаційної лінії між заповідниками та сусідніми землями. Вони захищаючи заповідні землі від чорних бурь, акумулюють значні пилові наноси і т.д. Але, змінюючи гідрологічний режим, лісові смуги порушують режим цілинних степів і тому їх роль стає негативною. Наприклад, у заповіднику "Михайлівська цілина" вздовж північно-східної межі лісові смуги заввишки до 15 м затримують багато снігу, що призводить до зволоження значних площ цілини, внаслідок чого з

травостою зникають ксерофітні компоненти. Крім того, наявність лісових смуг сприяє поселенню деревно-чагарникових порід.

“Захисні смуги навколо степових заповідників повинні відповідати наступним вимогам:

а) бути невисокими, максимум 3-4 м при значній густоті;

б) складатися з місцевих порід, переважно пристепових і степових чагарників – терену, глоду, шипшини та ін.

Існуючі високі лісові смуги необхідно проріджувати і, періодично, зрізати верхівки дерев. Допускається висаджування вищих ніж 3-4 м чагарників та дерев, але, в такому випадку, їх потрібно висаджувати на значній відстані один від одного. В якості таких "маяків" можна рекомендувати дуб, яблуні, груші, клен татарський.” (Погребняк, Давиденко, 1971, с. 155-156).

Деревно-чагарникова рослинність у вигляді сітки лісових смуг, оточуючих заповідники, здатна протистояти запобігати вітровій ерозії і благотворно впливати на заповідні степи.

Велику небезпеку для степових заповідників створюють орошувальні системи сільськогосподарських угідь, які можуть викликати підвищення ґрунтових вод і вторинне засолення ґрунтів (Веденьков, 1971).

8.5.3 Охорона лучної рослинності

На Україні природні луки (сінокоси і пасовища) займають 6,8 млн. га або 17,5 всієї площі сільськогосподарських угідь і поширені по всій території (Сипайлова, Балашев, 1988). На Поліссі та в Лісостепу – це типовий елемент місцевого ландшафту.

За останні десятиріччя, в зв'язку з інтенсифікацією кормовиробництва, виникла гостра проблема якості кормів, яку можливо вирішити тільки при використанні резервів природної лучної флори і рослинності як бази для створення нових кормових рослин.

У 1972 р. в Монпельє представниками різних міжнародних організацій був прийнятий проект по охороні лук і пасовищ в рамках міжнародної програми "Людина і біосфера". Необхідність охорони природних лук викликана інтенсивністю меліорації, трансформації їх в сіяні луки або орні землі й значною пасовищною деградацією.

Лучна рослинність має вагоме ландшафтне і рекреаційне значення, є екотопом багатьох лікарських, цінних кормових і декоративних рослин,

серед яких чимало раритетних видів, включених до "Червоної книги України" (1996).

Лукам, як екосистемам з певною структурною, організацією властива ціла низка важливих функцій, які забезпечують стабільність біоценозів в цілому. Як відомо, вони впливають на стабілізацію водного режиму і запобігають ґрунтовій ерозії. Природна лучна рослинність у пониженнях рельєфу виконує роль своєрідних фільтрів, включаючи у біологічний кругообіг набагато більше речовин, ніж агрофітоценози.

Надмірне використання природних лук як кормових угідь створило низку природоохоронних проблем. Встановлено, що внесення мінеральних добрив, зрошення і скошування суттєво впливають на структуру лучної рослинності. Під впливом випасання з травостою зникають високорослі багаторічні трави, які не встигають вступити у фазу обнасення. При сінокісному режимі у травостоях лук тривалий час зберігаються такі злаки, як пирій повзучий, костриця лучна, конюшини. На місці цінних кормових поступово з'являються ранньоквітучі представники різнотрав'я – кульбаба лікарська (*Teraxacum officinale* Webb, ex Wigg.), жовтець їдкий (*Ranunculus acris* L.) та пізньоквітучі – волошка лучна (*Centaurea jacea* L.), підмаренник справжній (*Galium verum* L.). В останні роки спостерігається тенденція до постійного скорочення площ природних лук в зв'язку з трансформацією їх в угіддя іншого типу при меліоративних роботах та затопленням при створенні штучних водосховищ (Сипайлова, Балашев, 1988). Розорані майже всі площі суходільних лук на Поліссі та в Лісостепу, розорано чи зайнято водосховищами більше половини площ у заплавах Дністра, Південного Бугу, Ворскли, майже всі луки у заплавах Дніпра і багатьох його приток. Все це створює загрозу подальшого збіднення лучного фітоценофонду країни. За висновками Л.М. Сипайлової та Л.С. Балашева (1988), незворотні зміни, що сталися за останні десятиріччя, ставлять під загрозу існування лук як типу рослинності взагалі. Це спонукало багатьох дослідників серйозно подумати про охорону лук і створення спеціальних лучних заказників (Ахтырцев, 1974; Балашев, 1972; Шеляг-Сосонко, Андриенко, 1978; Сипайлова, Бойко, Добычина, 1982 та ін., цит. за: Л.М. Сипайлова, Л.С. Балашев, 1988).

Флора лук України нараховує більше 50 видів рідкісних і зникаючі та 40 видів лікарських рослин. Перш за все, на луках зростає значна кількість орхідних, які занесені до "Червоної книги України" (1996). Потрібно відмітити, що на луках Карпат зустрічається 21 вид орхідних.

Як відомо, охорона лучних фітоценозів найбільш успішною може бути тільки на заповідних територіях. Луки є багатовіковими природно-антропогенними фітоценозами, які виникли внаслідок сінокісного або сінокісно-пасовищного режиму використання, тому вони повинні бути забезпечені охороною у тісному зв'язку з абіотичними компонентами середовища. З цією метою у нашій країні необхідно розробити сітку заповідних лучних об'єктів, як систему еталонних типових і унікальних лучних комплексів (Балашев, 1983).

Визначення еталонів різних угруповань лучної рослинності з метою охорони не пов'язано з виведенням їх із сфери господарювання, а, навпаки, передбачає раціональне сінокосіння (із зміною строків сінокосіння з року в рік) та помірне пасовищне навантаження. Такі еталонні ділянки повинні бути в кожному господарстві. Одночасно вони можуть бути і контрольними ділянками, з якими можна порівняти зміни рослинності на тих луках, де режим господарювання суттєво відрізняється.

У лучних заказниках необхідно підтримувати саме такий спосіб господарювання, при якому сформувалася дана лука, оскільки повне заповідання неминуче призводить до експансії деревних і чагарникових порід.

В лучних заказниках необхідно уникати будь-яких видів трансформації лук (гідромеліорація, розорювання) (Балашев, 1983).

На природно-заповідних територіях України луки зустрічаються фрагментарно. Значні площі типових для Карпат високогірних лук знаходяться під охороною на території Карпатського біосферного заповідника. Значні площі заплавних та інших типів лук охороняються в Дунайському біосферному заповіднику. Заболочені луки зустрічаються в зоні Шацького природного національного парку.

Серед заказників державного значення лучна рослинність добре представлена в заказниках Лівобережного Лісостепу в Полтавській та Сумській областях. Тут луки займають від 30% до 60% території. Серед лучних угруповань представлені ценози всіх типових для регіону класів формацій – справжні луки. В інших регіонах України в заказниках луки займають незначні площі.

8.5.4. Охорона боліт

Болота – це своєрідний природний об'єкт, який має своє місце у загальній системі охоронних заходів, але незважаючи на це, болотам загрожує чи не найбільша небезпека, що пов'язано з їх екосистемологічними особливостями. На відміну від інших об'єктів, болото не може використовуватися в господарських цілях без його руйнування. Якщо луку можна і, навіть, потрібно косити для запобігання поширення чагарників, а степ, для підтримання певного флористичного складу, потребує помірною випасання худоби, то для використання боліт існують тільки два основні шляхи – екскавація торфу або осушення болота й перетворення його в сільськогосподарські чи лісові угіддя. В обох випадках болото втрачає свою специфіку, тобто перестає бути болотом.

Часто в уяві людей болото виступає як неповноцінний ландшафт. Відсутність знань про географічну й топографічну різноманітність типів боліт і про своєрідні особливості кожного типу створює певні проблеми при організації природоохоронних територій для збереження боліт. А болота, як компоненти екосистем, відіграють надзвичайно важливі функції, насамперед – водоохоронну та водорегулюючу. Вони сприяють формуванню поверхневого стоку і утворенню води з високоякісним складом, у регіонах, де болота займають значні площі, вони суттєво впливають на клімат (Боч, Ниценко, 1971).

Болотні екосистеми мають велике наукове значення. Внаслідок палеоботанічних досліджень різних шарів торфу, де добре зберігаються спори, пилок, окремі частини рослин, можна дізнатися, які рослини зростали у даній місцевості у найвіддаленіші геологічні епохи. Тому болота – це своєрідні "музеї історії флори". Крім того, на болотах зосереджена значна частина раритетного фітогенофонду й фітоценофонду. З болотними екосистемами пов'язана значна частина зоофонду регіонів. У північно-західних регіонах Росії болота мають важливе господарське значення як ягідники. Вони є важливим елементом біорізноманіття – ценотичного, екосистемного та інших рівнів організації біосистем.

Питанням охорони боліт України в останні роки присвячені праці Т.Л. Андрієнко й О.І. Прядко (Андрієнко, 1982; Андрієнко, Прядко, 1989; Андрієнко и др., 1991) та ін.

Оптимальним для охорони і збереження боліт як і для багатьох інших елементів ландшафтного біорізноманіття є заповідний режим. При

заповіданні боліт необхідно враховувати одну особливість, яка не завжди має значення стосовно інших природних об'єктів. Так, наприклад, для збереження ділянки тайги чи іншого лісового угруповання не мають важливого значення розміри та форма контурів заповідної території. На відміну від цього, болотний масив – це єдине ціле, в якому всі його частини перебувають у тісному взаємозв'язку. Зміна рослинних асоціацій в різних частинах болота, формування гідрологічної системи, наростання торфу – все це є складові ланки єдиного процесу і будь-яке порушення на окраїні болота викликає певні зміни в його центральній частині і навпаки. З цієї причини кожний болотний заповідник чи заказник повинен включати в себе весь масив, незважаючи на розміри і конфігурацію. Неможливо зберегти в природному вигляді половину масиву, якщо інша буде експлуатуватись.

Для боліт, як і для багатьох інших екосистем, важливим є збереження гідрологічного режиму ґрунтів, річок оточуючих територій. Вирубання лісів, меліорація та інші види техногенного впливу негативно впливають на болотні екосистеми (Андрієнко, 1982).

Болотна рослинність на Україні, незважаючи на незначну заболоченість її території – всього 1,7%, є важливим компонентом її рослинного покриву. Найбільші площі болота займають в Українському Поліссі, заболоченість якого складає 6,3%. В Карпатах болота займають всього 0,05% від загальної площі регіону (Брадїс та ін., 1973).

Охорона боліт на Україні здійснюється у декількох флористичних заказниках. Особливу ценотичну значущість становлять заказники Сира Погоня зі сфагнувою та шейхцерієво-рінхоспорово-сфагнувою формаціями, Буцанський – з формаціями вільхи болотної, осоки Девелла, очеретяно-гіпновою, осоково-сфагнувою, Сосинський – з формаціями очеретовою, рогозово-схеноплектовою, хвощовою, осок дворядної й зігнутої, Сварицевичський – з формаціями сосново-сфагнувою, пухівково-сфагнувою, шейхцерієво-рінхоспорово-сфагнувою, сосново-хамедафново-сфагнувою, осоково-сфагнувою та деякі інші (Андриєнко и др., 1991).

УДК 581.55(02):502.6(02)
ББК Е 581.91я73

Фельбаба-Клушина Любов Михайлівна
Комендар Василь Іванович

Фітоценологія з основами синфітосозології. Навчальний посібник. –
Ужгород. ун-т, 2001. – 212 с.

ISBN 966-7400-13-7

Підписано на друк 23.04.01. Формат 60x84/16
Папір офсетний. Друк офсетний.
Ум.друк.арк. – 13,25. Гарнітура Arial.
Тираж 500 прим.

Підприємство “ЛІРА”
88000, м Ужгород, вул. Л. Толстого, 12, к. 115.
Свідоцтво про внесення до державного реєстру видавців,
виготівників і розповсюджувачів видавничої продукції
Серія ЗТ № 8 від 4 грудня 2000 року.

УЖГОРОДСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

На прохання Л.М. Фельбаби-Клушиної дана книга була переведена в електронний формат. Над електронною версією книги працювали:

Оцифровувачі:

Є. Куц

В. Трофименко

Редактори:

А. Равліковський – зміст, вступ, розділи 1-5, 7

О. Євтушенко – розділ 6

І. Гарапко – розділ 8