

УДК 581.526.42.+634.0.15

СУКЦЕСІЇ РОСЛИННОСТІ В РІЧКОВИХ ДОЛИНАХ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

А. Малиновський

*Державний природознавчий музей НАН України,
вул. Театральна, 18, м. Львів, 79008, Україна,
e-mail: museum@ipm.lviv.ua*

Наведені результати досліджень розвитку первинних сингенетичних сукцесій рослинності в річкових долинах. Виявлені мезофітно-оліготрофний і гідрофітно-мезотрофний сукцесійні ряди, розвиток яких залежить від конкретних екологічних умов. Рослинний покрив формується внаслідок послідовних змін і участі видів різних еколого-ценотичних стратегій, що супроводжується ускладненням структури, зростанням стабільності і продуктивності. Існування різних варіантів розвитку визначене екологічними умовами, наявністю та рівнем антропогенних навантажень.

Ключові слова: сукцесії, флора, рослинність, угруповання, річкові долини

З огляду на особливості нагромадження алювіальних відкладів у річкових долинах формування і подальший розвиток рослинного покриву розглядають як первинні сукцесії, які за природою є сингенетичними [5]. Первинні сукцесії простежуються зрідка. Окрім річкових долин, цей тип сукцесій ми описали раніше на виробках сірчаних родовищ Передкарпаття [3, 4]. Зачислення до первинних сингенетичних сукцесій розвиток рослинного покриву в лавинних долинах, лісових згарищах і вирубках видається сумнівним, бо у кожному з цих випадків різною мірою, мінімум у вигляді діаспор, зберігаються елементи первинних угруповань.

Сингенетичні сукцесії зумовлені первинним заселенням рослин та їхнім поширенням і не супроводжуються суттєвими змінами екологічної ситуації. На відміну від ендоекогенетичних сукцесій, для розвитку яких потрібна наявність сформованого фітоценозу, сингенез може відбуватись на субстратах, позбавлених рослинного покриву. Незважаючи на те, що ці два типи сукцесій різняться за природою, вони здебільшого реалізуються паралельно, хоча і з деяким відставанням ендоекогенезу. Ендоекогенетичні сукцесії у більшості випадків неможливі без проникнення в ценоз видів рослин, відмінних за стратегією [9]. Тривалість реалізації названих типів сукцесій є різною. Сингенезу властивий порівняно короткий період – у межах десятиліть. Ендоекогенетичні зміни звичайно тривають набагато довше. З огляду на інтенсивність та характер змін рівня організації фітоценозів у випадку заростання алювіальних відкладів такі сукцесії треба класифікувати також

як зміни розвитку [1]. За таких змін відбувається не кардинальна перебудова поточного врівноваженого стану системи, а поступовий його розвиток відповідно до змін еколого-ценотичної ситуації, який завершується формуванням термінального угруповання. Водночас, таке угруповання не треба розглядати як абсолютно стабільне, а лише як фазу сповільненого розвитку фітоценозу.

Залежно від природи, зміни рослинних угруповань відбуваються згідно з певними закономірностями, які, відповідно, відображають механіку сукцесій. До найважливіших характеристик сукцесій, поряд із моделлю сукцесії, належать типи еколого-ценотичних стратегій (ЕЦС) видів рослин. Типи стратегій відображають здатність популяцій протистояти конкуренції та захоплювати той чи інший об'єм гіперпростору, переживати стреси, спричинені біотичними чи абіотичними факторами, а також позицію виду в фітоценозі, характер його взаємовідношень з іншими компонентами. Норми реакції і варіації типу ЕЦС можуть значно змінюватись залежно від біологічних особливостей виду і умов середовища.

Зміни структурно-функціональної організації фітоценозу під час реалізації сукцесії безпосередньо пов'язані з динамічними процесами всередині популяцій рослин. Формування та наступна поступова перебудова в ценозі взаємовідношень між популяціями з розвитком сукцесії відображається у змінах параметрів і ознак популяцій. Найпоказовішими є групові ознаки – щільність, розміщення, вікова структура, характер онтогенезу, насіннева продуктивність і тип розмноження.

Зі специфічними екологічними умовами гірських струмків і потоків субальпійського та лісового поясів і долин річок лісового поясу пов'язане формування і поширення своєрідного комплексу – долиннорічкового флороцено типу (ФЦТ), під яким ми розуміємо сукупності популяцій видів фітоценотичних таксонів, які властиві природним зональним, поясным або еколого-едафічним категоріям рослинного покриву [6]. ФЦТ – умовно виділена однорідна частина рослинного континууму, межі якого зазвичай чітко не визначаються. Основний фактор організації ФЦТ – характерний, порівняно замкнутий комплекс умов середовища, що зумовлює диференціацію за нішами популяцій і зростання специфічного для нього набору видів у певному кількісному співвідношенні. Якісну сторону оцінюють за значенням і змінністю значення популяційних фітоценотипів.

Специфіка екологічних умов потоків і річкових долин зумовлює нашарування різноманітних міграційних елементів і формування специфічної ценотичної структури. У складі долиннорічкового ФЦТ виділяють дві світи.

Гідрофітно-різнотравну флороценосвіту утворюють види, поширення яких обмежене субальпійським і лісовим поясами і які приурочені до умов достатнього або надмірного зволоження по берегах джерел і потоків. Вони належать до складу угруповань субальпійських асоціацій *Cardaminetum opizii* (1600-1800 м н.р.м), *Doronicetum carpatici* (1000-1570), *Calthetum laetae* (1250-1550) та *Saxifragetum stellaris* (1400-1700), а також висотно заміщувальних угруповань потоків і річкових долин лісового поясу – *Calamagrostis pseudopragmites*+*Tussilago farfara*, *Petasitetum kablikianus* (600-900), *Petasitetum albae* (300-700), *Telekio-Petasitetum* (400-750), *Lythro-Filipendulosum ulmariae*, *Arunco* (*sylvestris*)-*Doronicetum austriaci* (500-800),

Cirsietum rivularis (400-700), *Epilobio-Juncetum effusi* та ін. Флороценосвіта має достатньо багатий флористичний склад, однак незначну кількість рідкісних та ендемічних видів, серед яких едифікатори *Doronicum carpaticum* (Griseb. et Schenk.) Nym. та *Cardamine opizii* J. et C. Presl, а також *Phyteuma vagneri* A. Kerner., *Chrysosplenium alpinum* Schur, *Tozzia alpina* L. subsp. *carpatica* (Woloszczak) Pawl. et Jas. та ін.

Гігрофітно-деревно-чагарникову світу формують види долиннорічкових гігромезофітних деревно-чагарникових угруповань, що належать до формацій *Alneta glutinosae*, *A. incanae* та несформованих угруповань вербняків.

Клейковільхові ліси зростають переважно в евтрофних умовах, вирізняються ценотичною різноманітністю, часто утворюють мішані угруповання з вільхою сірою. Трапляються окремими ділянками площею від 0,02 до 100,0 га на річкових терасах до висоти 625-650 м [8], а у вигляді окремих біогруп – на висоті 700 м н.р.м [10]. Найпоширенішими угрупованнями є *Alnetum filipendulosum*, *A. calthosum*, *A. incano-glutinosae filipendulosum*, *A. i.-g. variaherbosum*, *A. caricosum brizoides*, *A. juncosum effusii*. Дубово-вільхові ліси (*Querceto – Alneta glutinosae*) бівають зрідка в знижених заплавах терасах з добре розвинутим трав'яним вкриттям і домінуванням *Carex remota* L. До цієї світи належать унікальні угруповання з *Syringa josikaea* Jacq. – *Syringo-Alnetum (glutinosae) calthosum*, які за флористичним складом (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim, *Carex brizoides* L., *Equisetum sylvaticum* L. та ін.) наближаються до клейковільхових лісів.

Бореальні угруповання вільхи сірої (*Alneta incanae*) формуються в долинах річок у більш прохолодній смузі букових та хвойних лісів, на бідних супіщаних ґрунтах, у межах висот 500-1000, рідше 1100-1200 м. Їхньою характерною особливістю є наявність значної кількості бореальних і монтанних видів (до 40). Переважають чисті вільшняки, поширені невеликими ділянками у вологих та сирих типах лісорослинних умов.

Угруповання субформації чистих сирих і мокрих (*Alnetum athyriosum filix-feminae*, *A. petasitosum*, *A. matteuciosum*, *A. calthosum*, *A. filipendulosum*, *A. caricosum brizoidis*, *A. syringo-calthosum*) та вологих (*A. salvinosum*) сіровільхових лісів поширені на алювіях нижніх річкових терас. Угруповання субформації смереково-вільхових лісів (*Piceeto-Alnetum incanae*) є стадіями сукцесій на верхніх терасах річкових долин. На відміну від клейковільхових, у сіровільхових лісах трапляються монтанні види *Aconitum variegatum* L., *Astrantia major* L., *Cardamine pratensis* L. subsp. *rivularis* (Schur) Nyman, *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit., *Prenanthes purpurea* L., *Scopolia carniolica* Jacq. та ін.

Характерними угрупованнями цієї світи є поширені на алювіях нижніх річкових терас та улоговинах з постійними або тимчасовими водотоками несформовані угруповання формацій *Saliceta* (*Salix eleagnos* Scop., *S. Fragilis* L., *S. Purpurea* L.).

У випадку заростання річкових відкладів первинні сингенетичні сукцесії охоплюють поселення рослин, виникнення агрегацій і формування фітоценозів. Подальші зміни сформованих фітоценозів розглядають як ендеокогенетичні сукцесії. Піонерний етап передбачає ініціальні стадії заростання наносів, які виника-

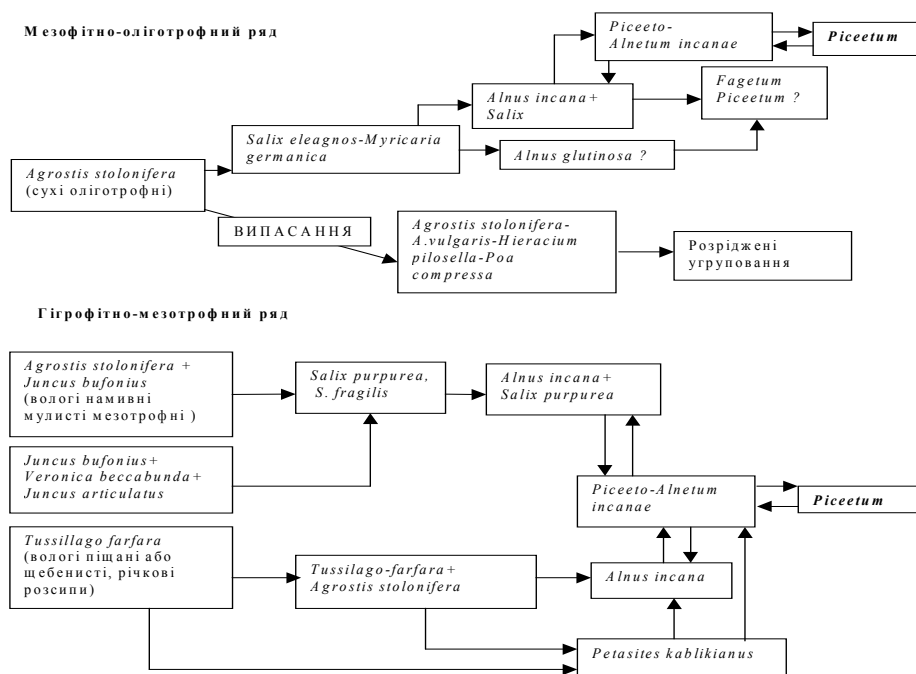


Рис. 1. Схема сукцесійних змін рослинності в річкових долинах.

ють після тривалих опадів і паводків, або частин долини, які утворюються між максимальним (весняним) і мінімальним (літнім) рівнями води. Рослинні агрегації цього етапу вирізняються динамічністю видового складу, нестабільністю і короткотривалістю. Фрагментарність і розрідженість рослинного покриву на цьому етапі ускладнює виділення ярусності і ценотипів.

На алювіальних відкладах формуються два головні типи місцезростань: порівняно сухі, піщані, оліготрофні та мокрі, з намитими органічними рештками, замулисті мезотрофні й евтрофні. Залежно від екологічних умов місцезростань і напрямів розвитку розрізняємо мезофітно-оліготрофний і гідрофітно-мезотрофний сукцесійні ряди (рис. 1).

Мезофітно-оліготрофний ряд. Перша стадія мезофітно-оліготрофного ряду починається з утворення агрегацій *Agrostis stolonifera* L., які залежно від антропогенного навантаження розвиваються у другу стадію за двома напрямками: за умов випасання у трав'янисті угруповання, без цього – у несформовані угруповання вербняків з *Salix eleagnos* (*Salicetum elaeagni*). У вербняках формується розріджений трав'яний ярус з характерних для цієї стадії видів – *Myricaria germanica* (L.) Desv., *Mentha longifolia* (L.) Hudson, *Poa compressa* L., *Sanquisorba minor* Scop., *Ranunculus repens* L., *Trifolium repens* L., *Potentilla reptans* L., однак доволі довго збе-

рігаються елементи першої стадії *Agrostis* і *Tussilago farfara* L. На стадії вербняків, поряд з поодинокими екземплярами *Alnus incana*, з'являються елементи третьої стадії – *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Glechoma hederaceae* L., *Lisimachia nummularia* L. та ін. Загалом у вербняках зростає близько 120 видів.

На першій стадії формуються розріджені агрегативні ценози типових експлерентів – *Ranunculus repens* L., *Plantago major* L., *Poa annua* L., *P. Compressa* L., *Prunella vulgaris* L. та інші, що визначається екологічною ситуацією. Інвазія рослин відбувається внаслідок поширення діаспор паралельно з формуванням ценотичної структури. Змивання діаспор і руйнування первинної ценотичної структури через коливання рівня води зумовлює різницю у заростанні між різними рівнями берегової лінії.

Третя стадія цього ряду – формування угруповань вільшняків (*Alnus incana* (L.) Moench і *A. Glutinosa* (L.) Gaertner), яка переходить у четверту – формування букового або смерекового лісу. У третій стадії з'являються характерні види гірських вільхових лісів – *Glechoma hederaceae*, *Scrophularia nodosa* L., *Brachypodium sylvaticum* (Hudson) Beauv., *Geum rivale* L. та інші, однак зберігаються елементи другої стадії, зокрема верби, які вже відіграють роль асектаторів, а інколи і компонентів, а також першої стадії – *Tussilago* і *Poa compressa*. В міру розвитку сіривільхових угруповань у їхньому складі з'являються і беруть участь у формуванні структури трав'яного ярусу лісові види – *Aegopodium podagraria* L., *Cardamine glanduligera* O. Schwartz, *Galium odoratum* (L.) Scop., *Asarum europaeum* L., *Stachys sylvatica* L., проникнення яких зумовлене межуванням вільшняків з буковими лісами. Подібний сукцесійний ряд *Tussilago farfara*→*Alnus incana*+*Tussilago farfara*→*Alnus incana (varioherbosum)*→*Piceto-Alnetum incanae oxalidosum*→*Piceetum oxalidosum* наводить Й.М. Берко [2].

Гідрофітно-мезотрофітний ряд. На першій стадії формуються три типи піонерних угруповань: на вологих намивних, мулистих, багатих ґрунтах формуються угруповання *Agrostis stolonifera*+*Juncus bufonius* L. та *Juncus bufonius*+*Veronica beccabunda* L.+*J. articulatus* L. Такі угруповання переходять у другу стадію з *Salix purpurea* і *Salix fragilis*, що їх на третій стадії замінюють угруповання *Alnus incana*. Формування вербняків супроводжується утворенням специфічного трав'яного вкриття з елементами попередньої стадії (*Juncus bufonius*, *Veronica beccabunda*, *J. articulatus*) та *Potentilla anserina* L., *Rorippa sylvestris* (L.) Besser, *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Lolium perenne* L., *Epilobium montanum* L. тощо з поступовим включенням видів наступної вільшнякової стадії – *Alnus incana*, *Glechoma hederaceae*, *Lisimachia nummularia*, *Scrophularia nodosa* та ін.

Третій тип піонерних угруповань цього ряду освоює первинний субстрат типовим експлерентом *Tussilago farfara* L. Тривалість домінування *Tussilago farfara* протягом кореневищного етапу сукцесії триває від 5 до 7 років. Значне зростання проективного покриття і формування монодомінантних угруповань дає підставу розглядати цей вид як едифікаторний, що формує окрему стадію. Залежно від екологічної ситуації, розвиток відбувається у двох напрямках: формування угруповань *Tussilago farfara*+*Agrostis stolonifera* або *Petasitetum kablikiani*.

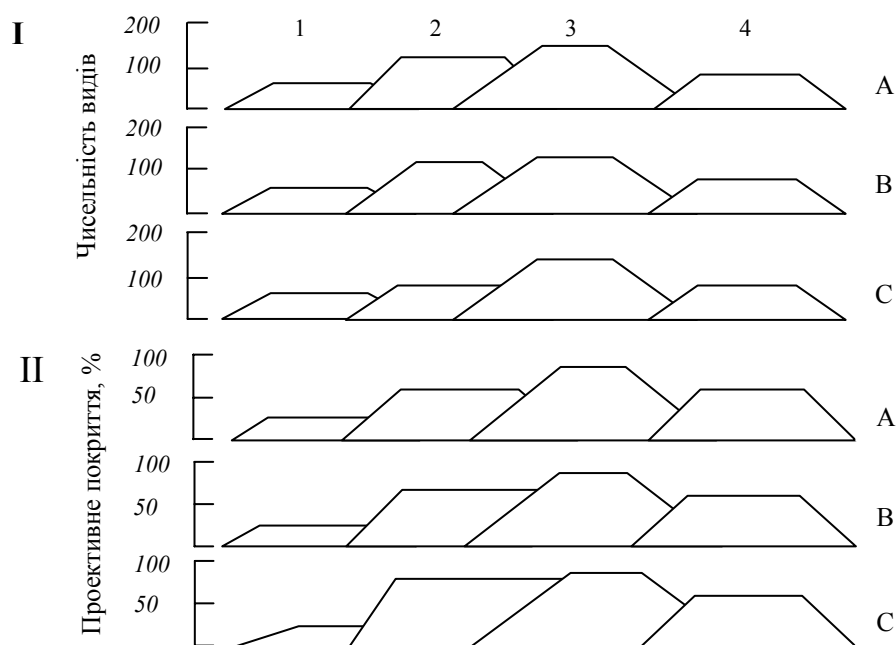


Рис. 2. Зміни і заміщення чисельності видів (I) та проективного покриття (II) у різних типах сукцесій. А: 1 – *Tussilago*; 2 – *Salix eleagnos*; 3 – *Alnus incana*; 4 – *Piceeto-Alnetum incanae*. В: 1 – *Agrostis+Juncus*; 2 – *Salix purpurea+S. fragilis*; 3 – *Alnus incana+Salix purpurea*; 4 – *Piceeto-Alnetum*. С: 1 – *Tussilago*; 2 – *Petasites*; 3 – *Alnus incana*; 4 – *Piceeto-Alnetum incanae*.

На місці піонерних угруповань *Tussilago farfara* та угруповань наступної стадії *Tussilago farfara+Agrostis stolonifera* формуються характерні гірські долинно-річкові угруповання *Petasites kablikianus* Tausch ex Berchtold. На початкових стадіях формування угруповань *Petasites kablikianus* свої позиції доволі довго зберігають *Agrostis stolonifera*, *Tussilago farfara*, *Poa compressa* та числена група супутніх видів – *Festuca rubra* L., *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv, *Ranunculus acris* L., *R. Repens* L., *Anthoxantum odoratum* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop. та інші, які через кременосудетську стадію переходять у вільшнякову, де швидко втрачають ценотичні позиції, і їх замінюють види третьої стадії. На початкових стадіях формування сіровільшняків утворюється характерний трав'яний ярус, однак зберігаються елементи попередньої стадії – *Petasites kablikianus*, *P. Albus* (L.) Gaertner, *Chaerophyllum hirsutum* L. та ін.

Формування угруповань *Petasites kablikianus* і їхню подальшу трансформацію за схемою *Tussilagineto*→*Pseudophragmitetum calamagrostidetosum*→*Petasitetum kablikianum*→*Petasitetum kablikianum alnetosum*→*Piceetum oricarpaticum* наводять Б. Павловський і Я. Валас [11]. Характерні угруповання *Petasites kablikianus* утво-

рюються на підвищених терасах, зазвичай вище рівня води. Вільхово-кременосудетські угруповання залежно від висоти над рівнем моря через стадію вільшняків змінюються смерековими або буковими лісами.

Сукцесії супроводжуються зміною й ускладненням структури (рис. 2). На усіх стадіях простежується поступове збільшення чисельності видів з піком на стадії *Alnus* (*Alnus*+*Salix*), яке відбувається швидко (тип А), з маленьким порогом спаду між першою і другою стадією (В) та поступово (С). З формуванням вільшняків на четвертій стадії відбувається різке зниження чисельності видів. Видова чисельність значною мірою збільшується внаслідок заміщення видів з утворенням характерних видових груп на кожній із стадій.

Перехід від однієї стадії до іншої супроводжується збільшенням проективного покриття, показники якого особливо різко зростають у разі переходу з першої до другої стадії (тип С).

Зростання проективного покриття зумовлене процесами стабілізації екологічної ситуації і формуванням ценотичної структури. Збільшення видової чисельності тут відіграє другорядну роль, ценоутворювачами на усіх стадіях є обмежені групи видів.

Заміна вільшняків відбувається не тільки шляхом природних змін рослинності. Угруповання *Alnetum glutinosae* зникають за умов, коли їхнє вирубування супроводжується осушенням території. Вільха клейка добре поновлюється вегетативно та генеративно. З осушенням і частковим вирубуванням вільшняків змінюється не стільки флористичний склад, як ценотична структура трав'яних синузій від едифікатора до асектаторів і компонентів. Порушені внаслідок господарської діяльності угруповання Л.І. Мілкіна [7] зачисляє до фацій *Alnetum calthoso-caricetum brizoides*, *A. chaerophyllosum*, *A. juncosum effusii*, *A. variaherbosum*, *A. magnocaricetosum*.

Завершальним етапом описаних сукцесійних змін є формування смереково-вільхових, смерекових і букових ценозів на місці сіровільхових, смереково-букових та букових на місці клейковільхових лісів.

Процеси формування рослинного покриву у річкових долинах можна трактувати як первинні сингенетичні сукцесії з поступовим розвитком ознак ендоекогенезу. Сукцесії відбуваються внаслідок послідовних змін видів різних еколого-ценотичних стратегій у напрямі від типових ценофобів-експлерентів до ценозотвірних віолентів і пацієнтів. Вони супроводжуються формуванням і ускладненням структури рослинного покриву, зростанням стабільності і продуктивності. Простежується поступове стадійне заміщення з тривалим переходом, збереженням або змінністю участі видів від однієї стадії до іншої. Існування різних варіантів розвитку сукцесій зумовлене екологічними умовами, наявністю та рівнем антропогенних навантажень.

-
1. Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 300-447.

2. Берко И.Н. Растительность Горган и ее народнохозяйственное значение: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Киев, 1967. 20 с.
3. Білонога В.М., Малиновський А.К. Особливості формування і перспективи розвитку рослинного покриву техногенних територій сірчаних родовищ // Росточанський збір 2000. Львів: Меркатор, 2001. С. 188-191.
4. Білонога В.М., Малиновський А.К. Первинні сукцесії техногенних ландшафтів сірчаних родовищ // Наук. зап. НТШ. 2001. Т. 7. С. 75-82.
5. Голубець М.А. Екосистемологія. Львів: Поллі, 2000. 315 с.
6. Малиновский А.К. Монтанный элемент флоры Украинских Карпат. К.: Наук. думка, 1991. 240 с.
7. Мілкіна Л.І. Ценози формації *Alneta glutinosae* в Українських Карпатах // Укр. ботан. журн. 1985. Т. 42, № 3. С. 92-94.
8. Мілкіна Л.І., Ловеліус О.Л. Флора вільхових лісів Українських Карпат // Укр. ботан. журн. 1994. Т. 51, № 2/3. С. 53-56.
9. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.
10. Стойко С.М. Ольховые леса из ольхи клейкой // Украинские Карпати. Природа. К.:Наук. думка, 1988. С. 79-80.
11. Pawłowski B., Walas J. Les associations des plantes vesculaires des Monts de Czywczyzn // Bull. Int. Acad. pol. B. 1949. Vol. 1. P. 1-181.

PLANT SUCCESSION OF RIVER VALLEY OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS

A. Malynovsky

*State Museum of Nature, National Academy of Science of Ukraine,
Teatralna str., 18, L'viv 79008, Ukraine,
e-mail: museum@ipm.lviv.ua*

The results of investigations of the development of primary syngenetic succession at river valleys have been done. Mesotrophic-oligotrophic and hygrophytic-mesotrophic succession chains have been revealed. The development of these chains depends on specific ecological conditions. Formation of plant cover occurs for account of successive changes of the species of various ecology -coecenotic strategies; it is accompanied by complications of the structure, growth of stability and productivity. Existence of different modifications of their development is conditioned by ecological conditions, availability and level of anthropogenic influence.

Key words: succession, flora, vegetation, coecenocen.

Стаття надійшла до редколегії 13.01.2002
Прийнята до друку 21.02.2002