

1. БІОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ РОСЛИННИХ УГРУПОВАНЬ



Наукові праці Лісівничої академії наук України
Proceedings of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine

<http://fasu.nltu.edu.ua>
<https://doi.org/10.15421/412401>
Article received 2024.03.17
Article accepted 2024.09.05

ISSN 1991-606X print
ISSN 2616-5015 online
@ ✉ Correspondence author
Myroslava Soroka
myroslava_soroka@yahoo.com
103 General Chuprynka st., Lviv, 79057, Ukraine

УДК: 630*228

Системно-структурні особливості фітобіоти ялицево-букових лісів Покутських Карпат

М. І. Сорока¹, А. Возняк², П. П. Пліхтяк³, А. Ф. Гойчук⁴, І. М. Кульбанська⁵

Наведено результати системно-структурного аналізу флори ялицево-букових лісів низькогір'я Покутських Карпат. Здійснено таксацію деревостану, інвентаризацію флори і мікобіоти, фітосоціологічні описи рослинності та її синтаксономічний аналіз. Встановлено, що сукупно у складі рослинного вкриття ялицево-букових лісів за 11-річний період спостережень було виявлено 223 види вищих судинних рослин, що належать до 168 родів, 65 родин, 46 порядків, 6 класів, 5 відділів та 31 вид мохоподібних із 30 родів, 24 родин, 10 порядків, 5 класів, 2 відділів. Ценофлора ялицево-букових лісів укладена за схемою, характерною для листяних лісів назагал. Серед життєвих форм рослин в ялицево-букових лісах провідна роль належить полікарпичним травам, участь яких сягає 74,0%. 3-поміж багаторічних трав у зімкнених деревостанах домінують довгокореневищні види (22,7%). За зміни фітосередовища ялицево-букових лісів у процесі вибіркових рубок серед трав'янистих рослин з'являються стрижнекореневі (19,3%) і пучкуватокореневі (11,3%), роль яких у природних лісах є незначною. Серед рослин переважають вегетативно-рухомі види (40,0%) з життєвою стратегією стрес-толерант (S) (55%). В ялицево-букових лісах встановлено значну частку гемікриптофітів (46,0%) та криптофітів (30,0%). Спостереження за змінами, які відбувалися у видовому складі фітобіоти у процесі самозаростання пройдених рубками ділянок, базувалися на фіксації кількісних показників видів з п'яти тестових груп: характерних для деревостанів ялиці білої і бука лісового, для зрубів, груп рудеральних бур'янів і лучних

¹ Сорока Мирослава Іванівна – академік Лісівничої академії наук України, доктор біологічних наук, професор. Національний лісотехнічний університет України, вул. Генерала Чупринки, 103, Львів, 79057, Україна. Тел.: +38-032-239-27-11. E-mail: myroslava_soroka@yahoo.com ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1037-6904>

² Возняк Анджей – професор, доктор габлітований. Університет Природничий в Любліні, вул. Академічна, 13, Люблін 20-950, Польща. Тел. +48-814-456-610. E-mail: andrzej.wozniak@up.lublin.pl ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9845-7003>

³ Пліхтяк Петро Петрович – лісничий, державне підприємство «Кутське лісове господарство», вул. Січових Стрільців, 1, смт. Яблунів, 78621, Косівський район, Івано-Франківська обл., Україна. Тел. +38-03478-3-66-44. E-mail: kdlhlis@ukr.net ORCID: <https://orcid.org/0009-0007-9747-0453>

⁴ Гойчук Анатолій Федорович – академік Лісівничої академії наук України, доктор сільськогосподарських наук, професор кафедри лісівництва. Національний університет біоресурсів і природокористування України, вул. генерала Родімцева, 19, м. Київ, 03041, Україна. Тел.: +38-050-930-04-46. E-mail: ogoychuk@gmail.com ORCID <https://orcid.org/0000-0002-6827-2307>

⁵ Кульбанська Іванна Миколаївна – кандидат біологічних наук, доцент кафедри лісівництва. Національний університет біоресурсів і природокористування України, вул. Генерала Родімцева, 19, м. Київ, 03041, Україна. Тел.: +38-050-781-97-10. E-mail: kulbanska@nubip.edu.ua ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3424-8106>

видів. Встановлено, що види різних тест-груп демонструють три типи динаміки кількісних показників. Спадаючий тип динаміки відзначено у рудеральних і лучних видів, зростаючий тип властивий для видів на зрубках та узліссях, проміжний тип виявлено у всіх лісових видів.

Ключові слова: бук; ялиця; біорізноманіття; структура флори; лісові екосистеми; синтаксономія рослинності; метод Ж. Браун-Бланке.

Вступ (Introduction). Останніми десятиліттями мішані гірські ліси з *Fagus sylvatica* L., *Abies alba* Mill. та *Picea abies* (L.) Karst., які займають загальну площу в Європі понад 10 млн га, стали особливо вразливими до зміни клімату (Bosela et al., 2018; Hilmers et al., 2019), оскільки поширення *Abies alba* і *Fagus sylvatica* уздовж висотних градієнтів обмежене їхньою низькою стійкістю до літньої посухи і низьких температур (Maxime, & Hendrik, 2011; Zimmermann, Hauck, Dulamsuren, & Leuschner, 2015; Lebourgeois, Bréda, Ulrich, & Granier, 2005; Rita, Gentilesca, Ripullone, Todaro, & Borghetti, 2014). Унаслідок своїх дуже подібних екологічних вимог бук та ялиця конкурують за ресурси середовища – воду, поживні речовини і світло, особливо на перших етапах формування деревостану (Pretzsch, 2005, Magh et al., 2020). Для того, щоб створити умови, за яких ялиця могла б конкурувати з буком, потрібно застосовувати триваліші періоди відновлення деревостану після рубок (Čater, Diaci, & Roženbergar, 2014). Велика кількість сучасних досліджень свідчить про тісний позитивний зв'язок між видовим різноманіттям лісового ценозу, його продуктивністю та ступенем адаптації до зміни клімату (Larrieu, Cabanettes, Brin, Bouget, & Deconchat, 2014; Forrester, & Bauhus, 2016). Встановлено, що особливу роль у формуванні біотичної стійкості лісових екосистем відіграє мертва деревина, яка у букових екосистемах є стабілізатором параметрів лісового середовища (Szewczyk, & Szewczyk, 1996; Travaglini et al., 2012). Не останню роль у регенераційних процесах лісів і виживанні молодих поколінь дерев відіграють мікоризоутворюючі види грибів, як найважливіший елемент гетеротрофного блоку лісових екосистем. Встановлено, що практично облігатними симбіонтами бука є гнойовик сорочий (*Coprinus picaceus* (Bull.) Fr.), гебеломат клейка (*Hebeloma crustuliniformae* (Bull.: St. Amans) Quel, молочай буковий слизький (*Lactarius blennius* (Fr.) Fr.), скрипиця (*L. vellereus* (Fr.) Fr.), сиріжки чорніюча (*Russula nigricans* (Bull.) Fr.), їстівна (*R. vesca* Fr.) і оливкова (*R. olivacea* (Schff.: Seer.) Fr.) (Rudawska, Pietras, Smutek, Strzeliński, & Leski, 2016).

Різні аспекти формування деревостанів за участю ялиці білої в Україні вивчали В.К. М'якушко (1971), А.И. Швиденко (Швыденко, 1980), Я.О. Сабан (1990), І.П. Тереля (2000), Т.В. Парпан, В.Д. Гудима (2015), В.І. Парпан, С.М. Стойко, Т.В. Парпан, (2013), Ю.І. Черневий (2004, 2013), М. Сорока, А. Возняк, А. Гойчук, А. Ониськів, П. Пліхтяк (2019), І.М. Kulbanska, Р.Р. Plikhtyak,

М. V. Shvets, М. I. Soroka, А. F. Goychuk (2022) та ін. Відомі публікації, що стосуються складу і структури ялицево-букових лісів в Польщі (Szewczyk, & Szewczyk, 2001; Janik et al., 2014), у Словенії (Nagel, Svoboda, & Diaci, 2006), у Боснії і Герцеговині (Nagel, Svoboda, Rugani, & Diaci, 2010.), у Піренейях (Martin-Benito, Molina-Valero, Pérez-Cruzado, Bigler, & Bugmann, 2022).

Зростаючі потреби постійного лісокористування у багатьох аспектах йдуть у розріз із законами саморегуляції та відтворення природних лісів. Процес лісовідновлення після проведення рубок потребує всебічного дослідження в конкретних екологічних умовах, оскільки його тригером виступає сукупність локальних едафо- і біотопічних та мікро- і мезокліматичних умов, яка і запускає процеси вторинної сукцесії лісової рослинності. Якщо ж йдеться про гірські ліси, то тут вступає у дію також чинник висотної поясності, який детермінує склад усіх без винятку елементів лісових угруповань. Для дослідження еколого-фітоценотичних передумов збереження і успішного відтворення корінних ялицево-букових деревостанів необхідне розуміння законів, які керують лісовою екосистемою, а також встановлення видового складу едіфікаторних організмів, які разом з буком і ялицею формують сприятливе середовище для самовідтворення таких лісів. Стійкість будь-якої біологічної системи залежить від її структурної складності та кількості складових. Найважливішими елементами лісових, як і інших екосистем, є представники автотрофного блоку – рослини, адже трав'яний ярус лісу безпосередньо взаємодіє з молодим поколінням дерев та підтримує стабільність екологічних параметрів внутрішнього фітосередовища. Видовий склад усіх груп живих організмів перебуває у постійній динаміці, хід якої докорінно змінюють внутрішні і зовнішні чинники, зокрема лісогосподарські заходи. Саме тому питання структурної організації і процесів природної регенерації ялицево-букових лісів за різних моделей впливу потребують ґрунтовних досліджень.

Об'єкти і методика досліджень (Objects and methods). Об'єкт дослідження – біорізноманіття ялицево-букових лісів низькогір'я Покутських Карпат та його динаміка під впливом вибіркового рубку низької інтенсивності. Предмет дослідження – таксономічний і синтаксономічний склад фітобіоти ялицево-букових лісів низькогір'я Покутських Карпат.

Мета досліджень полягає у встановленні основних системно-структурних особливостей і

динамічних тенденцій фітобіоти, у вивченні основних етапів ренатуралізації ялицево-букових лісів низькогір'я Покутських Карпат після вибіркових рубок.

Дослідження в ялицево-букових лісах здійснювали впродовж 2011-2023 рр. у межах низькогір'я (до 800 м н.р.м.) Покутських Карпат, окремої фізико-географічної області, продовження південно-східної частини Передкарпаття. Морфологічно – це смуга паралельних гірських хребтів, яка простягається у напрямі з північного заходу на південний схід від витоків р. Лючки до кордону з Румунією. Довжина пасма Покутських Карпат сягає 75 км, ширина – 30 км, а найвища вершина представлена горою Ротило – 1483 м н.р.м. (Геренчук, 1973). Згідно геоморфологічного районування, регіон досліджень віднесено до підобласті Покутсько-Буковинських Карпат, району низькогірного рельєфу Покутсько-Буковинських Карпат, підрайону Покутського низькогір'я (Кравчук, 2005). Лісогосподарська регіоналізація Покутських Карпат прийнята за: П.І. Ванджураком, Ю.М. Дебринюком (2022). Лісівничо-таксаційна характеристика пробних площ наведена згідно таксаційних описів підприємств, наданих ВО «Укрдержліспроект» (<https://nfi.lisprojekt.gov.ua/>).

Здійснена інвентаризація флори маршрутним методом та облік мікобіоти на дослідних ділянках. Щорічно проводили дворові описи рослинності та здійснювали її синтаксономічний аналіз на засадах еколого-флористичної класифікації і методу J. Braun-Blanquet (1964). Кількісні показники

видів оцінювали в балах за 7-ступеневою комбінованою шкалою J. Braun-Blanquet (1964) та шкалою класів постійності A. Scamoni (1967). Біоморфологічну структуру аналізували на основі системи І.Г. Серебрякова (1963), систему кліматоморф оцінено за схемою С. Raunkiaer (1934). Типи життєвих стратегій видів визначено в координатах системи J.P. Grime (1979). Екологічну структуру флори ялицево-букових лісів оцінено за екологічними шкалами Н. Ellenberg et al. (1991). Природні умови подано за літературними джерелами (Геренчук, 1973; Кравчук, 2005). Латинські назви видів наведено за таксономічними електронними базами даних: вищих рослин – за *World Flora Online* (<https://www.worldfloraonline.org>), мікобіоти – за *Index Fungorum* (<http://www.indexfungorum.org>). Синтаксономічну схему рослинності, об'єми, структуру та назви синтаксонів подано за W. Matuszkiewicz (2022). Динаміку видового складу вивчали на десяти дослідних ділянках різновікових ялицево-букових лісів, в яких проводилися вибіркові рубки низької інтенсивності. Для оцінювання зміни видового складу вибрано п'ять тест-груп видів: дві групи лісових видів (характерних для деревостанів ялиці білої і бука лісового), групу видів, які характерні для зрубів, а також дві групи випадкових у лісі видів – рудеральних бур'янів, занесених людиною в процесі рубки, і лучних видів. Види вибрано за фітосоціологічними описами з таким розрахунком, щоби їхнє трапляння складало не менше як 50% у межах дослідних ділянок (табл. 1.)

Таблиця 1. Характеристика дослідних ділянок у ялицево-букових лісах Покутських Карпат

Table 1. Characteristics of test plots in fir-beech forests of the Pokuttia Carpathians

№ з.п	Місце розташування (лісництво, квартал/ виділ)	Експозиція	Стрімкість схилу, град	Висота над рівнем моря, м	Таксаційні показники деревостану		
					Склад	Вік, років	Середня висота (м) / діаметр (см)
1	Пістиньське, 30/31	Сх	20	190	7Бкл3Яцб	80	22/28
2	Косівське, 21/9	Пд-Зх	15	690	6Бкл4Яцб	75	22/26
3	Косівське, 22/1	Пд-Сх	20	640	5Бкл5Яцб	90	26/20
4	Косівське, 2/14	Пд-Зх	10	450	7Бкл3Яцб	90	28/36
5	Яблунівське, 1/30	Пд-Сх	10	525	9Бкл1Яцб	130	18/32
6	Яблунівське, 2/18	Пн-Сх	20	575	9Бкл1Яцб	60	18/20
7	Яблунівське, 4/1	Пд-Сх	15	425	6Бкл4Яцб	60	23/24
8	Яблунівське, 10/20	Пд-Сх	10	450	7Бкл3Яцб	75	24/26
9	Яблунівське, 11/36	Пд-Сх	10	400	6Бкл4Яцб	70	27/32
10	Яблунівське, 11/32	Пд-Сх	10	400	8Бкл2Яцб	70	25/32

Результати (Results). Ялицево-букові ліси приурочені до північно-східної і північно-західної експозицій низькогір'я. Вони мають, переважно, природне походження і на більшості обстежених ділянок є корінними, а місцями мають ознаки пралісових угруповань. Синтаксономія досліджених ялицево-букових лісів засвідчила їхнє природне походження. Згідно домінантної класифікації рослинності, ялицево-букові ліси Покутських Карпат відносяться до формації букових лісів (*Fageta*), субформації ялицево-букові ліси (*Abieto (albae)-Fageta (sylvaticae)*). Це фітоценози асоціації *Abieto (albae)-Fagetum (sylvaticae) caricosum (pilosae)*, *Abieto (albae)-Fagetum (sylvaticae) dentariosum (glandulosae)*, *Abieto (albae)-Fagetum (sylvaticae) galiosum (odorati)*, *Abieto (albae)-Fagetum (sylvaticae) symphytosum (cordatae)*, *Abieto (albae)-Piceeto (abietis)-Fagetum (sylvaticae) dentariosum (glandulosae)*, *Abieto (albae)-Piceeto (abietis)-Fagetum (sylvaticae) galiosum*. За еколого-флористичною класифікацією рослинності ялицево-букові ліси відносяться до класу *QUERCO-FAGETEA* Br.-Bl. et Vlieg. 1937, порядку *Fagetalia sylvaticae* Pawł. in Pawł., Sokol. et Wall. 1928, союзу *Fagion sylvaticae* R. Tx. et Diem. 1936, підсоюзів *Luzulo-Fagenion* (Lohm. ex R. Tx. 1954) Oberd. 1957, *Dentario glandulosae-Fagenion* Oberd. et Müller 1984 і *Galio rotundifolii-Abietenion* Oberd. 1961. Серед них чітко виділяються асоціації *Luzulo luzuloidis-Fagetum* (Du Rietz 1923) Markgr. 1932 em. Meusel 1937 var. *Abies alba*, *Luzulo pilosae-Fagetum* W.Mat. et A. Mat. 1973 var. *Abies alba*, *Dentario glandulosae-Fagetum*

W. Mat. 1964 et Guzikowa et Kornaś 1969 var. *Abies alba*, *Galio rotundifolii-Abietetum albae* Wraber 1959.

Для аналізу системно-структурних особливостей флори ялицево-букових лісів проведено її інвентаризацію. Дуже інформативним її показником є видове багатство, а якісною характеристикою – систематична структура. Сукупно у складі рослинного вкриття ділянок ялицево-букових лісів за весь період спостережень було виявлено 223 види вищих судинних рослин, що належать до 168 родів, 65 родин, 46 порядків, 6 класів, 5 відділів та 31 вид мохоподібних із 30 родів, 24 родин, 10 порядків, 5 класів, 2 відділів (табл. 2). Більшість родин (89,2%), родів (93,5%) та видів (93,3%) припадають на відділ Покритонасінних, серед них дводольні охоплюють 80,0% родин, 81,0% родів та 79,4% видів. Судинним споровим та голонасінним видам належать лише 10,8% родин, 6,5% родів та 6,7% видів.

Таксономічний аналіз родинного і родового спектрів проявив структурні особливості флори ялицево-букових лісів (табл. 3). Із родинного спектру помітно, що у таких лісах домінують представники родин айстрові (*Asteraceae*) (16 (9,5%) родів, 20 (9,0%) видів); розові (*Rosaceae*) (14 (7,3%), 17 (7,6%); губоцвіті (*Lamiaceae*) (10 (6,0%), 15 (6,7%); бобові (*Fabaceae*) (9 (5,4%), 11 (4,9%); жовтецеві (*Ranunculaceae*) (7 (2,4%), 10 (4,5%); селерові (*Apiaceae*) (7 (4,2%), 8 (3,6%). Аналіз родового спектру повніше, ніж родинний, відображає специфіку лісової ценофлори. Важливим є виявлення провідних родів, які свідчать також про ступінь видозміни біотопу.

Таблиця 2. Систематичний склад ценофлори ялицево-букових лісів

Table 2. Systematic composition of the coenoflora of fir-beech forests

Відділ, клас	Родини		Роди		Види	
	Кількість	%	Кількість	%	Кількість	%
1	2	3	4	5	6	7
Несудинні рослини						
<i>MARSHANTIOPHYTA</i>	7	29.2	7	23.3	7	22.6
<i>Marchantiopsida</i>	1	4.2	1	3.3	1	3.2
<i>Jungermanniiopsida</i>	6	25.0	6	20.0	6	19.4
<i>BRYOPHYTA</i>	17	70.8	23	76.7	24	77.4
<i>Polytrichopsida</i>	1	4.2	2	6.7	2	6.5
<i>Tetraphidopsida</i>	1	4.2	1	3.3	1	3.2
<i>Bryopsida</i>	15	62.4	20	66.7	21	67.7
Всього несудинних рослин	24	100.0	30	100.0	31	100.0

Продовж. табл. 2
Continuation of Table 2

1	2	3	4	5	6	7
Судинні рослини						
LYCOPODIOPHYTA	1	1.5	1	0.6	1	0.5
EQUISETOPHYTA	1	1.5	1	0.6	3	1.3
POLYPODIOPHYTA	4	6.3	7	4.1	9	4.0
PINOPHYTA	1	1.5	2	1.2	2	0.9
MAGNOLIOPHYTA, в т.ч.:	58	89.2	157	93.5	208	93.3
Magnoliopsida	52	80.0	136	81.0	177	79.4
Liliopsida	6	9.2	21	12.5	31	13.9
Всього судинних рослин	65	100.0	168	100.0	223	100.0

У спектрі провідних родів ялицево-букових лісів перші місця займають роди осока (*Carex*) і жовтозілля (*Senecio*) (по 5 видів (2,2 %)), що абсолютно відповідає лісовим флорам. Роди гірчак (*Polygonum*) і дзвоники (*Campanula*) (по 4 види (1,8%)) є показниками частково порушених лісів. Такі види як спориш (*Polygonum aviculare* L.), гірчак перцевий (*P. persicaria* L.), дзвоники персиколісті (*Campanula persicifolia* L.) і дзвоники

скупчені (*C. glomerata* L.) з'явилися відразу після проведення рубки і зникли на п'ятий рік після неї. По 3 види (1,3%) мають лісові представники родів хвощ (*Equisetum*), щитник (*Dryopteris*), зірочник (*Stellaria*), жовтець (*Ranunculus*), ожика (*Luzula*), підмаренник (*Galium*). Також на етапі зникнення лісових видів після вирубки появилися світлолюбні і синантропні види, серед них представники родів жабрій (*Galeopsis*) і ожина (*Rubus*) (по 3 види (1.3 %)).

Таблиця 3. Таксономічні спектри ценофлори ялицево-букових лісів
Table 3. Taxonomic spectra of the coenoflora of fir-beech forests

Родинний спектр				Родовий спектр			
№ з.п.	Родини	Види		№ з.п.	Роди	Види	
		К-сть	%			К-сть	%
1	Айстрові (<i>Asteraceae</i>)	20	9.0	1-2	Осока (<i>Carex</i>)	5	2.2
2	Розові (<i>Rosaceae</i>)	17	7.6	1-2	Жовтозілля (<i>Senecio</i>)	5	2.2
3	Губоцвіті (<i>Lamiaceae</i>)	15	6.7	3-4	Гірчак (<i>Polygonum</i>)	4	1.8
4	Бобові (<i>Fabaceae</i>)	11	4.9	3-4	Дзвоники (<i>Campanula</i>)	4	1.8
5	Жовтецеві (<i>Ranunculaceae</i>)	10	4.5	5-12	Хвощ (<i>Equisetum</i>)	3	1.3
6-7	Селерові (<i>Apiaceae</i>)	8	3.6	5-12	Щитник (<i>Dryopteris</i>)	3	1.3
6-7	Злакові (<i>Poaceae</i>)	8	3.6	5-12	Жовтець (<i>Ranunculus</i>)	3	1.3
8-9	Капустяні (<i>Brassicaceae</i>)	7	3.1	5-12	Зірочник (<i>Stellaria</i>)	3	1.3
8-9	Зозулинцеві (<i>Orchidaceae</i>)	7	3.1	5-12	Жабрій (<i>Galeopsis</i>)	3	1.3
10-11	Лілійні (<i>Liliaceae</i>)	6	2.7	5-12	Ожика (<i>Luzula</i>)	3	1.3
10-11	Гречкові (<i>Polygonaceae</i>)	6	2.7	5-12	Підмаренник (<i>Galium</i>)	3	1.3
12-15	Гвоздикові (<i>Caryophyllaceae</i>)	5	2.2	5-12	Ожина (<i>Rubus</i>)	3	1.3
12-15	Осокові (<i>Superaceae</i>)	5	2.2	13-15	Щавель (<i>Rumex</i>)	2	0.9
12-15	Щитникові (<i>Aspidiaceae</i>)	5	2.2	13-15	Конюшина (<i>Trifolium</i>)	2	0.9
12-15	Дзвоникові (<i>Campanulaceae</i>)	5	2.2	13-15	Ряст (<i>Corydalis</i>)	2	0.9

Встановлено, що ценофлора ялицево-букових лісів сформована за схемою, характерною для листяних лісів назагал, що підтверджує первинність у них фагетального комплексу. У біоморфологічній структурі флори переважають довгокореневищні і стрижнекореневі полікарпічні трави. Досить помітне місце займають пучкуватокореневі трави, якими є злаки та осоки. Для лісів із перевагою бука характерними є бульбоутворюючі, цибулинні і бульбоцибулинні рослини, які добре пристосовані до світлового режиму тінистих лісів. Оскільки такі ліси не завжди дають змогу видам цвісти, а комахам-запилювачам – помічати квітки, у лісах переважають види, що розмножуються вегетативно. Часом це призводить до фатальних наслідків, як у випадку з ожиною шорсткою (*Rubus hirtus* Waldst. et Kit.) (табл. 4).

Таблиця 4. Біоморфологічна структура ценофлори ялицево-букових лісів (за І.Г. Серебряковим (1962))

Table 4. Biomorphological structure of the coenoflora of fir-beech forests (according to I. G. Serebriakov (1962))

№ з.п.	Життєві форми	Кількість видів	%
1	Дерева, в т.ч.:	20	9.0
1.1	високостовбурні	15	6.8
1.2	низькостовбурні	5	2.2
2	Кущі, в т.ч.:	18	8.0
2.1	ліаноподібні	1	0.4
2.2	прямостоячі, геоксильні	17	7.6
3	Напівкущі і напівкущики, в т.ч.:	7	3.0
3.1	напівкущі	4	1.7
3.2	напівкущики	3	1.3
4	Монокарпічні трави	13	5.8
5	Полікарпічні трави, в т.ч.:	165	74.0
5.1	дерновинні	5	2.1
5.2	повзучі	9	4.0
5.3	довгокореневищні	51	22.7
5.4	короткореневищні	9	4.0
5.5	столоноутворюючі	1	0.4
5.6	пучкуватокореневі	25	11.3
5.7	стрижнекореневі	43	19.3
5.8	бульбоутворюючі	2	0.9
5.9	сукуленти	1	0.4
5.10	цибулинні	8	3.6
5.11	бульбоцибулинні	4	1.8
5.12	сапрофітні і паразитні	4	1.8
5.13	ліани	3	1.7
Всього		223	100.0

Серед життєвих форм в ялицево-букових лісах Покутських Карпат провідна роль належить полікарпічним травам, участь яких сягає 74,0%. З-поміж них домінують довгокореневищні види (22,7%), що характерно для широколистяних лісів Європи і зумовлено світловим режимом таких лісів. Проте на різних етапах формування молодого покоління бука і ялиці біоморфологічна структура ценофлори значно видозмінюється. У процесі вибіркового рубок при зміні фітосередовища лісів найбільшого поширення серед трав'яних рослин набувають стрижнекореневі та пучкуватокореневі види, роль яких у природних лісах є незначною.

За здатністю до вегетативного розмноження у досліджених деревостанах можна виділити три категорії видів. До першої з них належать вегетативно-рухомі види, які охоплюють 40% видового складу (довгокореневищні, повзучі і столоноутворюючі, кореневідприскові, деякі бульбоутворюючі), наприклад, такі види як ожина шорстка, малина звичайна (*Rubus idaeus* L.), кунічник наземний (*Calamagrostis epigeos* (L.) Roth.), хамерій вузьколистий (*Chamaerion angustifolium* (L.) L. Holub), ожики волосиста (*Luzula pilosa* (L.) Willd.) і біла (*L. pallescens* Sw.), осока волосиста (*Carex pilosa* Scop.), зеленчук жовтий (*Galeobdolon luteum* Huds.), підмаренник запашний (*Galium odoratum* (L.) Scop.). До другої групи віднесено вегетативно-малорухомі види (їх 28,0%) (пучкуватокореневі, короткореневищні, пухкокущові, напівкущики і напівкущички). Сюди відносять ситник жаб'ячий (*Juncus bufonius* L.), апозерис смердючий (*Aposeris foetida* (L.) Less.), всі види щитників – чоловічий (*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott.), австрійський (*D. austriaca* Jasc.) і шартрський (*D. carthusiana* (Vill.), міцеліс стінний (*Mycelis muralis* (L.) Dumort.), ранник вузлуватий (*Scrophularia nodosa* L.), деяких представників дерновинних пухкокущових полікарпічних трав – кострицю гігантську (*Festuca gigantea* (L.) Vill.), осоки лісову (*Carex sylvatica* Huds.), пальчасту (*C. digitata* L.) і повислу (*C. pendula* Huds.). До третьої групи відносять вегетативно-нерухомі види (32,0%) – стрижнекореневі, щільнокущові і дворічники. Це переважно бур'яни, поява яких спровокована людиною – латук дикий (*Lactuca serriola* L.), бальзамін дрібноквітковий (*Impatiens parviflora* DC.), жабрії гарний (*Galeopsis speciosa* Mill.) і ладанний (*G. ladanum* L.).

Тіністі ялицево-букові ліси Покутських Карпат мають також характерний набір кліматорф. Тут значна участь гемікриптофітів – 46,0%, також 30,0% криптофітів та незначна участь хамефітів і терофітів (рис. 1). Спектр кліматорф також відображає пристосування рослин до ценотичних умов широколистяних лісів і в основних рисах повністю відповідає біоморфологічній структурі флори досліджених лісів.

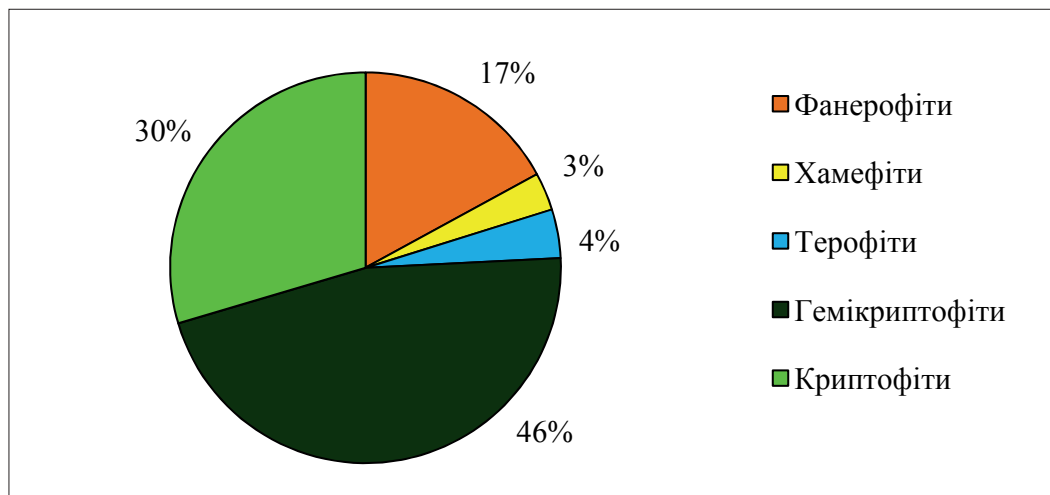


Рис. 1. Спектр кліматоморф ялицево-букових лісів (за: Raunkiaer, 1934)

Fig. 1. Spectrum of climomorphs of fir-beech forests (according to: Raunkiaer, 1934)

Екологічну структуру ценофлори ялицево-букових лісів Покутських Карпат оцінювали результатами розподілу видів за їх реакцією на чинники середовища. Згідно використаних екологічних шкал (Ellenberg et al., 1991), за реакцією на рівень відносної освітленості види поділено на категорії, які відповідають відсотку освітленості (табл. 5).

Таблиця 5. Екологічна структура ценофлори ялицево-букових лісів (за відотною освітленістю) (Ellenberg et al., 1991)

Table 5. Ecological structure of the coenoflora of fir-beech forests (by relative illumination) (Ellenberg et al., 1991)

Категорія	Бал	Відносна освітленість, %	Кількість видів	% видів
Сціофіти	1-3	1-5	13	5.8
Сціомезофіти	4-5	6-10	67	30.1
Мезосціофіти	6	11-20	40	17.9
Мезофіт	7	21-30	36	16.1
Мезогеліофіт	8	31-40	47	21.1
Геліомезофіт	8	41-49	18	8.1
Геліофіти	9	50-100	2	0.9
Всього			223	100.0

За таким розподілом, найбільші групи складають сціомезофіти (30,1%), які здатні рости на частково освітлених місцях, та види-мезогеліофіти (21,1%). Ліси господарського використання традиційно мають вищий рівень освітленості, тому тут відносно небагато облігатних сціофітів (5,8%). Типові сціофіти, серед яких воронець колосистий (*Actaea spicata* L.), анемона жовтецева (*Anemone ranunculoides* L.), осока пальчаста (*Carex digitata* L.), ряст ущільнений (*Corydalis solida* (L.) Clairv.), всі види щитників після проведення рубок різко втрачають позиції у лісі і тут зростає роль видів геліофітної групи, які після п'яти років знову поступаються місцем природним тіневитривалим видам.

Щодо вологості ґрунту, то у видовому складі ялицево-букових лісів закономірно домінують мезофільні види – 64,6%. На групу гігрофільних видів припадає 12,1% (табл. 6).

Частка видів, здатних рости за дефіциту вологи у ґрунті, не перевищує 7,6%. Навіть у випадку проведення рубки середньої інтенсивності вологолюбні види зберігаються у складі рослинності, оскільки при цьому спостерігаються процеси помірного заболочення поверхні.

Стосовно родючості ґрунту, у видовому складі ялицево-букових лісів чітко виділяються три групи видів. Найчисленнішою є група мезотрофних видів, бальна оцінка яких характеризується високим рівнем забезпечення ґрунту мінералами – 61,4%. На мегатрофи припадає 33,2%. Сюди входять рудеральні види, занесені в процесі господарської діяльності. Оліготрофи, більшість з яких є ще й ацидофілами, складають лише 5,4%.

В ялицево-букових лісах ґрунти мають слабо-кислу або лужну реакцію. Назагал у видовому складі лісів переважають нейтрофільні види з широкою екологічною амплітудою щодо кислотності ґрунту – 48,9% (табл. 7).

Таблиця 6. Екологічна структура ценофлори ялицево-букових лісів за вологістю і трофністю ґрунту (Ellenberg et al., 1991)

Table 6. Ecological structure of the coenoflora of fir-beech forests according to soil moisture and nutrient status (Ellenberg et al., 1991)

Вологість ґрунту					Трофність ґрунту			
Категорія	Бал	Тип ґрунту	К-сть видів	% видів	Категорія	Бал	К-сть видів	% видів
Ксерофіт	2	Дуже сухий	2	0.9	Оліготроф	1-2	12	5.4
Ксеромезофіт	3	Сухий	15	6.7	Мезотроф	3	30	13.5
Мезоксерофіт	4	Свіжий	35	15.7	Мезотроф	4	24	10.8
Мезофіт	5	Свіжий	71	31.8	Мезотроф	5	34	15.2
Мезофіт	6	Вологий	77	32.8	Мезотроф	6	49	21.9
Мезогігрофіт	7	Вологий	15	6.7	Мегатроф	7	50	22.4
Мезогігрофіт	8	Сирий	9	4.1	Мегатроф	8	22	9.9
Гігромезофіт	9	Мокрий	3	1.3	Мегатроф	9	2	0.9
Разом			223	100.0			223	100.0

Таблиця 7. Екологічна структура ценофлори ялицево-букових лісів (за кислотністю ґрунту) (Ellenberg et al., 1991)

Table 7. Ecological structure of the coenoflora of fir-beech forests (by soil acidity) (Ellenberg et al., 1991)

Категорія	Бал	pH ґрунту	Кількість видів	% видів
Ацидофіли	1-2	pH 1	5	2.2
Ацидофіли	3	pH 2	23	10.3
Ацидофіли	4	pH 3	14	6.3
Ацидофіли	5	pH 4	9	4.1
Нейтрофіли	6	pH 5	32	14.3
Нейтрофіли	7	pH 6-7	77	34.6
Нітрофіли	8	pH 8	44	19.7
Кальцефіли	9	pH 9	19	8.5
Разом			223	100.0

Опад ялиці та місцями виходи кремнієвих пісковиків зумовлюють появу ацидофілів (22,9%), до яких відносяться левкобрії сизий (*Leucobryum glaucum* (Hedw.) Aongstr. in Fries), голокучник дубовий (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.), вес-

нівка дволиста (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt), квасениця звичайна (*Oxalis acetosella* L.), ожики волосиста (*Luzula pilosa* (L.) Willd.) і лісова (*L. sylvatica* (Huds.) Gaudin), чорниця (*Vaccinium myrtillus* L.), плаун колючий (*Lycopodium annotinum* L.). Рідше у таких лісах трапляються кальцефіли – переліска багаторічна (*Mercurialis perennis* L.), первоцвіт весняний (*Primula veris* L.), суховершки великоквіткові (*Prunella grandiflora* (L.) Scholl.), медунка темна (*Pulmonaria obscura* Dumort.), фіалка дивна (*Viola mirabilis* L.), горошок лісовий (*Vicia sylvatica* L.).

Прогнозування поведінки видів у процесі природної регенерації ялицево-букових лісів можна здійснити, використавши систему життєвих стратегій у трикутнику J. P. Grime (1979) і на основі цього розробити стратегію відтворення природних лісів. Ця система дає змогу не лише встановити можливість виживання лісових видів за екстремальної зміни умов середовища, але й оцінити ступінь адаптації видів до нових умов. Згідно цієї системи, всі види можна поділити на три категорії: конкурент (C), стрес-толерант (S) і рудерал (R). Це первинні типи стратегій, поміж якими виділяють ще вторинні або проміжні – CR, CS, RS, CRS (рис. 2).

До групи конкурентів (C) відносять великі дерева і кущі, деякі багаторічні трави. До групи стрес-толерантів (S) віднесено види з уповільненим вегетативним ростом (невеликі деревця і кущі, кущики, вегетативно-нерухомі трави, мохи, лишайники). До групи рудералів (R) відносять одно- і багаторічні трави з дуже активним вегетативним ростом. Види із типами стратегії C і R,

порівняно з іншими видами, мають високу конкурентоздатність, тоді як S-стратегіи першими випадають з угруповань унаслідок низької конкурентоздатності. Згідно розподілу видів за типами життєвих стратегій J.P. Grime (1979) більшість видів, зафіксованих в ялицево-букових лісах, віднесено до групи стрес-толерантів (S). Це означає, що

у них понижена здатність до конкуренції із чужорідними видами, зокрема тими, що заносяться у процесі рубки. Також відмітимо, що цей розподіл повністю відповідає розподілу видів за здатністю до вегетативного розмноження. Все це пов'язане з умовами ялицево-букових лісів, зокрема з недостатнім рівнем освітлення.

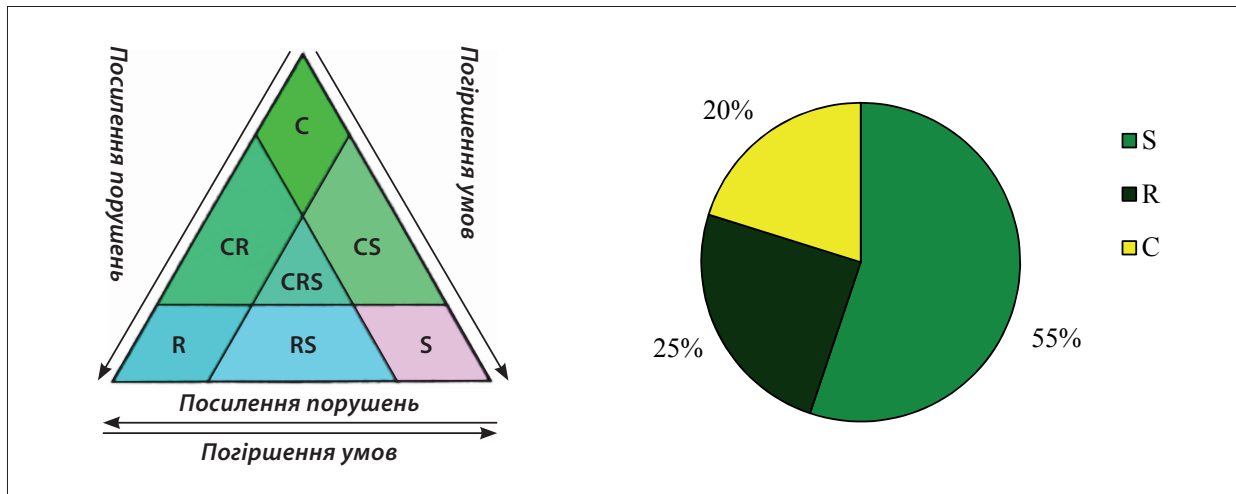


Рис. 2. Розподіл видів ялицево-букових лісів за типами життєвих стратегій J. P. Grime (1979): C, R, S — первинні типи стратегій; CR, CS, RS, CRS — вторинні (поєднані) типи стратегій

Fig. 2. Distribution of species of fir-beech forests according to the types of life strategies of J. P. Grime (1979): C, R, S — primary types of strategies; CR, CS, RS, CRS — secondary (combined) types of strategies

Видовий склад ялицево-букових деревостанів у недоторканому стані дуже стабільний унаслідок специфічних умов середовища, і, зокрема, його умброфітних параметрів. Проте вже за першим прийомом рубки флористичний склад стає динамічним через проникнення одних та елімінації інших видів різної ценотичної приуроченості. За результатами структурно-систематичного аналізу встановлено, що ценофлора лісів, пройдених вибірковими рубками, відрізняється від ценофлор як незайманих ялицево-букових лісів, так і суцільних зрубів у бучинах, і займає проміжне положення між ними. У перші 1-2 роки на ділянках, пройдених вибірковими рубками, зберігається більшість характерних лісових видів, які у наступні 2-3 роки змінюють види узлісь і зрубів. Серед видів, які характеризують цей етап, чимало рідкісних видів, зокрема, орхідей – булаток великоквіткової (*Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce) і довголистої (*C. longifolia* (L.) Fritsch), коручок темночервоної (*Epipactis atrorubens* (Hoffm. Ex Bernh.) Schult.) і широколистої (*E. helleborine* (L.) Crantz). Лісове середовище повертається поступово, після шостого року. Тоді знову у трав'яному вкритті з'являються притаманні буковим лісам види – зубниці бульбиста (*Dentaria bulbifera* L.) і залозиста (*D. glandulosa* Waldst. et Kit.), пренант пурпуровий (*Prenanthes purpurea* L.), живокіст серцелистий (*Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd), воро-

нець колосистий (*Actaea spicata*), місячниця оживаюча (*Lunaria rediviva* L.).

Видовий склад досліджених ділянок двічі змінювався під впливом різкої зміни умов середовища за рахунок різних екологічних груп рослин, а тому зростання рівня біорізноманіття на різних етапах відіграло як позитивну, так і негативну ролі. У результаті тривалих досліджень кількісних показників характерних видів рослин встановлено, що залежно від кількості років після рубки для видів різних ценотичних груп виділено три типи динаміки кількісних показників (рис. 3). Спадаючий тип відмічено у двох ценотичних груп: *рудеральних видів*, які появляються у перші роки після рубки і по мірі появи різних видів зрубів і регенерації лісових видів поступово витісняються із лісових ділянок. Спадаючий тип динаміки проявляють також *лучні види*, які негативно реагують на падіння рівня освітленості з появою кущів та підросту молодих дерев.

Зростаючий тип властивий для видів зрубів та узлісь довгокореневищних і вегетативно-рухомих, які тривалий час не здають позицій у фітоценозі і з часом захоплюють все більші площі у зріджених лісах. Проміжний тип виявлено у типових лісових видів, які у перші роки після рубки деревостану зменшують кількісні показники, і повертаються до попередніх параметрів тільки після 5-6 років після рубки. Встановлено, що такий тип стратегії прита-

манний як видам бореальної групи, характерних для хвойних лісів, які супроводжують ялицю білу, так і видам, характерним для букових лісів, що свідчить про типову поведінку більшості лісових видів. Це пов'язано, насамперед, із різким зростанням рівня освітленості, який є згубним для сціофітів, а також із зміною, а то і зникненням, основних мікоризоутворюючих видів грибів. Відомо, що більшість лісових трав'янистих видів є мікотрофними, як і

дерева, тому цей чинник також відіграє надзвичайно важливу роль.

Дослідження динамічних тенденцій рослинності синхронізували із обліками підросту бука і ялиці та обліком плодкових тіл макроміцетів для об'єктивної характеристики процесів регенерації лісу. На підставі проведених моніторингових досліджень проаналізовано зміну видового різноманіття дослідних ділянок з віком (рис. 4).

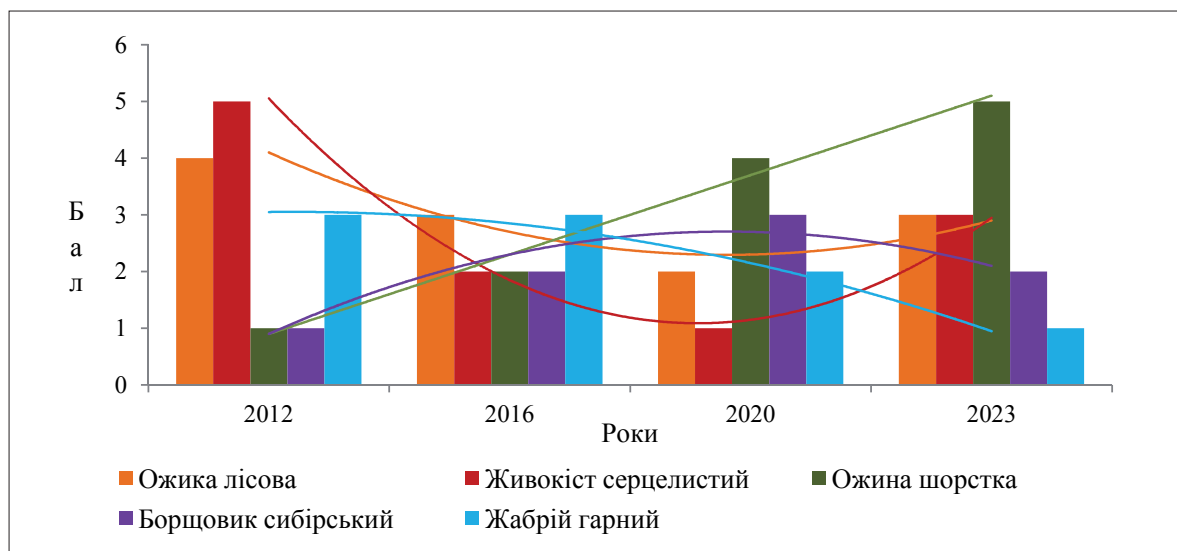


Рис. 3. Динаміка кількісних показників характерних видів рослин основних фітоценотичних груп
Fig. 3. Dynamics of quantitative indicators of characteristic plant species of the main phytocoenotic groups

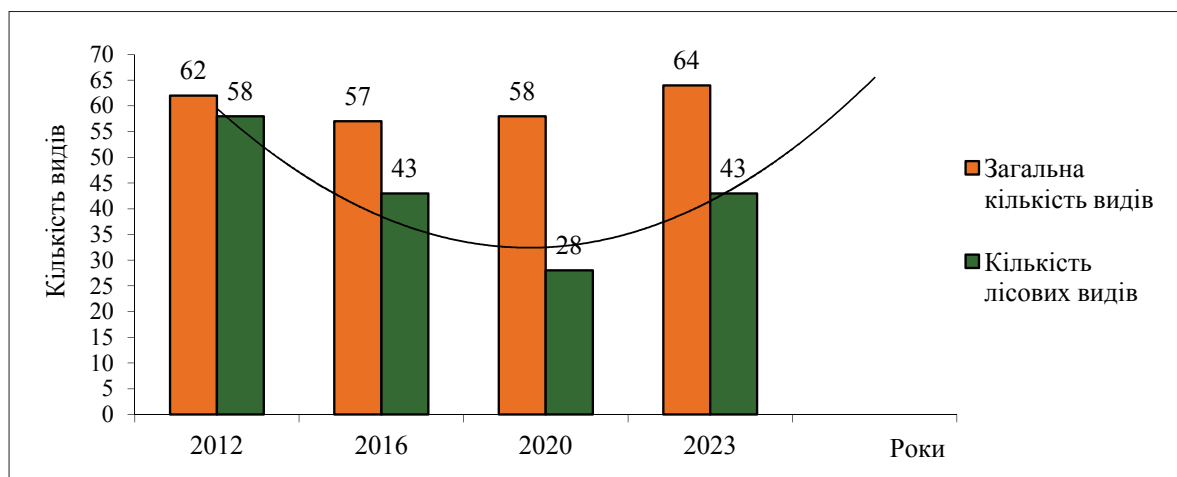


Рис. 4. Динаміка видового різноманіття ялицево-букових лісів, пройдених рубками
Fig. 4. Dynamics of the species diversity of fir-beech forests that have been logged

Отже, з початком регенераційних процесів загальна кількість видів рослин зменшується. Пізніше їхня кількість зростає за рахунок рудеральних видів, а кількість лісових видів продовжує зменшуватися. І лише після восьми років видовий склад поступово починає відновлюватися. Проте до складу трав'яного вкриття вже потрапляють рудеральні види, які надовго залишаються у пройденому рубками лісі.

Щодо ценотичного рівня динаміки ялицево-букових лісів, то тут абсолютно чітко можна виділити декілька стадій регенерації лісового середовища. Межі між цими стадіями переважно дуже розмиті, лише у випадку вибіркових рубок високої інтенсивності можемо спостерігати типову вторинну сукцесію, яка стартує з етапу звільнення ділянки від деревостану, динаміка якої у Карпатах добре досліджена. У цьому випадку йдеться про

вибіркові рубки, коли вторинна сукцесія починається не з початкової стадії і йде у непрогнозованому напрямку, оскільки невідомими залишаються вихідні умови – кількість і вид залишених дерев, зростання рівня освітлення і прогрівання ґрунту, загибель самосіву і підросту, поява нетипових видів, ступінь деградації лісового середовища. Проте у загальних рисах впродовж тривалого періоду досліджень нам вдалося помітити деякі закономірності у відтворенні ялицево-букових лісів після вибіркового рубки. На основі результатів досліджень моніторингових пробних ділянок доцільно виділити чотири регенераційні стадії лісової рослинності після вибіркового рубки.

Перша стадія (інвазійна) триває від одного до трьох років після рубки і характеризується нестійким складом трав'яних видів. На цій стадії ще зберігаються типові тіневитривалі лісові види, які через різку зміну умов освітлення і зволоження перебувають у шоковому стані. Частина з них гине, до збережених лісових видів домішуються рудеральні види, занесені людиною під час рубки, з'являються також перші особини видів, характерних для зрубів, лук і узлісь, які раніше не проникали під намет деревостану. Ця стадія характеризується хаотичним видовим складом ділянок і за певних умов лісові ценози зазнають значної інвазії вегетативно-рухомих видів. Підріст основних лісотвірних видів дерев старших вікових груп часто пошкоджується під час рубки, а ювенільні особини частково вигорають у сформованих вікнах.

Друга стадія (агломеративна) проявляється на 4-5-річному зрубі. Її можна ідентифікувати по формуванню короткочасних угруповань рудеральних видів та максимально можливого у цих умовах розвитку агломерацій видів зрубів. Це стадія пригнічення уцілілих лісових видів та поселення дрібнолистяних дерев і кущів у вікнах, утворених після зрубування великих дерев. Ця стадія нагадує вторинну сукцесію після суцільної рубки і часто характеризується появою наступного покоління підросту під наметом дрібнолистяних дерев і кущів.

Третя стадія (демутаційна) є вирішальною для відтворення ялицево-букових лісів і вона настає на 7-8-ий рік після рубки. У цей час зникають занесені на перших стадіях види бур'янів і починається конкуренція між підростом дерев і видами, приуроченими до зрубів, зокрема, ожинами і кунічином. Подальша зміна рослинності на лісовій ділянці залежить від інтенсивності проведеної рубки і попередніх стадій регенерації, які визначають видовий склад угруповання. За високої інтенсивності рубки ця конкуренція закінчується пануванням ожин у наземному вкритті, пригніченням і загибеллю підросту лісових видів дерев і трав. При запровадженні рубок слабкої інтенсивності починається структурна перебудова лісового ценозу, за якою при належній повноті деревостану випадають характерні для зрубів види, зокрема, ожина, і по-

чинається формування лісового середовища з поселенням кущів і появою мікоризуючих грибів.

Четверта стадія (лісова) починається приблизно з 12-20-го року після рубки. Вона є довготривалою і фактично визначає життєвий цикл сформованого лісу – аж до гомеостазу. Починається вона із зімкнення крон підросту, що зумовлює повне зникнення світлолюбних видів зрубів. У цей час в основному завершується конкуренція між видами підросту і формується видовий склад майбутнього лісу. Саме на цьому етапі можна внести корективи у співвідношення особин бука і ялиці, слідкуючи, щоб у кожному ярусі майбутнього лісу, за винятком найменшої верстви підросту, панував бук. Оскільки ми досліджували видовий склад і структуру природних ялицево-букових лісів, зразок життєздатного, біотично стійкого деревостану можна відтворити за результатами наших досліджень. Не останню роль у цьому повинна відіграти поява мікоризних грибів.

Дискусія (Discussion). В умовах Українських Карпат процеси, що зумовлюють функціонування букових лісів, добре вивчені, натомість ялицево-букові ліси часто не виділяють як окремий тип, розглядаючи їх як один із варіантів бучин, а тому їхній видовий склад і динамічні процеси у них досліджені слабо та потребують лісівничої і геоботанічної конкретизації. Досліджено, що букові ліси Покутських Карпат формуються на схилах усіх експозицій, тоді як ялицево-букові виразно приурочені до північно-східної і північно-західної експозицій низькогір'я.

Ялицево-букові ліси Покутських Карпат у трактуванні спеціалістів різних галузей мають дещо різні об'єми. Лісівничо-таксаційне визначення таких лісів є однозначним і чітким. Дослідження видового складу і систематичної структури ценофлори таких лісів свідчать про їхнє полігенетичне походження і екологічну нерівноцінність. За фітосоціологічними описами рослинності та фіксацією мікобіоти можемо стверджувати, що серед них виділяються дві еколого-фітоценотичні групи, які найбільше детермінуються едафічно, що і призводить до формування різних асоціацій лісової рослинності з різною структурою і видовим складом, які відповідають лісотипологічним одиницям та асоціаціям, виділеним на основі домінантної класифікації. До першої еколого-фітоценотичної групи відносять олігомезотрофні ацидофільні ялицево-букові ліси асоціацій *Luzulo luzuloidis-Fagetum* var. *Abies alba* і *Luzulo pilosae-Fagetum* var. *Abies alba*, поширені на мілких і середньопотужних буроземах, підстелених пісковиками. Чисті ялицеві угруповання тут є деградованим, збідненим варіантом ялицево-букових лісів, які утворилися внаслідок зрубування бука. Видовий склад таких лісів сформований за бореальним типом. Другу еколого-фітоценотичну групу складають мезотрофні і мезофільні ялицево-букові ліси на добре розвинених буроземах. Це фітоценози

асоціацій *Galio rotundifolii-Abietetum albae*, *Dentario glandulosae-Fagetum* var. *Abies alba*, *Tilio cordatae-Carpinetum betuli* var. *Abies alba*, які відзначаються значним флористичним багатством і яскраво вираженою сезонною флуктуацією видового складу внаслідок високої участі листяних видів дерев, що дає змогу видам нижніх ярусів розвиватися до розпускання листків бука. Видовий склад таких лісів неморального типу.

Висновки (Conclusions). Ялицево-букові ліси низькогір'я Покутських Карпат є корінними лісовими угрупованнями з високим рівнем біорізноманіття і широкою екологічною амплітудою. Серед них виділяються дві еколого-фітоценотичні групи (бореального та неморального типу) і три генетичні групи (природного походження; штучні деревостани, створені у місцях природних ялицево-букових лісів; штучні деревостани, створені в інших біотопах). Ценофлора ялицево-букових лісів дуже різноманітна – вона налічує 223 види вищих судинних рослин з 65 родин і 168 родів, та 31 вид мохоподібних із 30 родів, 24 родин. Поява синантропних видів після рубок номінально збільшує рівень флористичного багатства, проте погіршує якісний склад ценофлори. Серед життєвих форм рослин провідна роль належить полікарпічним довгокореневищним (22,7%), вегетативно-рухомих видам (40,0%) з життєвою стратегією стрес-толерант (S) (55%). Ці характеристики притаманні природним листяним лісам, що підтверджує постулат про близькість екологічних вимог бука і ялиці, а також той факт, що ценофлора таких лісів утворена видами з пониженою здатністю до конкуренції із синантропними видами. Порівняно із процесами заростання суцільних зрубів, які ілюструють класичну вторинну сукцесію, відтворення ялицево-букових деревостанів після вибіркового рубку має вигляд демуатації рослинності, яка розпочинається із другої-третьої сукцесійної стадії і проходить набагато швидше.

Назагал, основні системно-структурні особливості фітобіоти ялицево-букових лісів Покутських Карпат свідчать про її належність до неморально-монтанного типу. Загальні риси такої ценофлори зберігаються навіть при проведенні вибіркового рубку низької інтенсивності, оскільки на всіх етапах демуатації лісової рослинності виявлено характерні і диференційні види асоціацій, що дозволило із певністю діагностувати фітоценоз і засвідчило природне походження таких лісів.

Список літератури (References)

- Ванджурак, П.І., Дебринюк, Ю.М. (2022). Покутські Карпати як природно-лісогосподарський регіон Українських Карпат. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, 24, 47-55. [Vandzhurak, P., Debryniuk, Yu. (2022). The Pokuttya Carpathians as a natural and forestry region of the Ukrainian Carpathians. *Proceedings of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine*, 24, 47-55. <https://doi.org/10.15421/412204>] (in Ukrainian)
- Геренчук, К.І. (1973). *Природа Івано-Франківської області*. Львів: Вид-во Львівського університету. [Gerenchuk, K.I. (1973). *Nature of Ivano-Frankivsk region*. Lviv: Lviv University Publishing House] (in Ukrainian)
- Кравчук, Я.С. (2005). *Геоморфологія Скибових Карпат*. Львів: Вид-во Львівського університету ім. І. Франка. [Kravchuk, Ya.S. (2005). *Geomorphology of the Skibo Carpathians: teaching*. Lviv: Lviv University Publishing House] (in Ukrainian)
- М'якушко, В.К. (1971). Ялицево-букові ліси. *Рослинність УРСР*. Київ: Наукова думка. [Myakushko, V.K. (1971). Fir-beech forests. In *Vegetation of the Ukrainian SSR*. Kyiv: Scientific Opinion] (in Ukrainian)
- Парпан, В.І., Стойко, С.М., Парпан, Т.В. (2013). Екологічна та фітоценотична характеристика *Fageta sylvaticae* України: можливості розширення їхньої площі в контексті глобального потепління. *Український ботанічний журнал*, 70(3), 361-368. [Parpan, V.I., Stoyko, S.M., & Parpan, T.V. (2013). Ecological and phytocenotic characteristics of *Fageta sylvaticae* of Ukraine: possibilities of expanding their area in the context of global warming. *Ukrainian Botanical Journal*, 70(3), 361-368. Retrieved from <https://ukrbotj.co.ua/pdf/70/3/ukrbotj-2013-70-3-361.pdf>] (in Ukrainian)
- Парпан, Т.В., Гудима, В.Д. (2015). Природно-антропогенні зміни в гірських лісових екосистемах Українських Карпат та шляхи підтримки їхньої стабільності. *Лісівництво і агролісомеліорація*, 126, 212-217. [Parpan, T.V., & Gudyma, V.D. (2015). Natural and anthropogenic changes in mountain forest ecosystems of the Ukrainian Carpathians and ways of maintaining their stability. *Forestry and agroforestry*, 126, 212-217. Retrieved from <http://jnas.nbu.gov.ua/article/UJRN-0000538181>] (in Ukrainian)
- Сабан, Я.О. (1990). Щодо підвищення продуктивності лісів Українських Карпат. *Система ведення лісового господарства в гірських умовах Карпат*. Івано-Франківськ: КФ УкрНДІЛГА, 119-120. [Saban, Ya.O. (1990). Regarding increasing the productivity of the forests of the Ukrainian Carpathians. In *Forest management system in the mountainous conditions of the Carpathians*. Ivano-Frankivsk: KF UkrNDILGA, 119-120] (in Ukrainian)
- Серебряков, І.Г. (1962). *Екологіческая морфология растений*. Москва: Высшая школа. [Serebryakov, I.G. (1962). *Ecological morphology of plants*. Moscow: Higher School] (in Russian)
- Сорока, М., Возняк, А., Гойчук, А., Ониськів, А., Пліхтяк, П. (2019). Фітоценотичні передумови всихання *Abies alba* Mill. у лісових ценозах Покутських Карпат. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, 18, 21-34. [Soroka, M., Wozniak, A., Hoychuk, A., Oniskiv, A., & Plikhtyak, P. (2019). Phytocoenotic preconditions of drying of *Abies alba* Mill.

- dieback in the Forest Cenoses of the Pokut Carpathians. *Proceedings of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine*, 18, 21-34. <https://doi.org/10.15421/411902>] (in Ukrainian)
- Тереля, І.П. (2000). До питання кадастру типів лісу ялиці білої в Українських Карпатах. *Концепція розвитку лісової типології в Україні в контексті лісових насаджень*. Харків, 121-124. [Terelya, I.P. (2000). To the question of the cadastre of white fir forest types in the Ukrainian Carpathians. In *The concept of development of forest typology in Ukraine in the context of forest education and increasing the productivity of forest plantations*. Kharkiv, 121-124] (in Ukrainian)
- Українське державне проектне лісовпорядне виробниче об'єднання «Укрдержлісprojekt» (2024). Доступ з: <https://nfi.lisproekt.gov.ua/> [Ukrainian State projekt forestry production association (2024). Retrieved from <https://nfi.lisproekt.gov.ua/>]
- Черневий, Ю.І. (2004). Сукцесійні стадії типів лісу за участю бука, дуба та ялиці. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, 3, 72-77. [Cherneviy, Yu.I. (2004). Successive stages of forest types with the participation of beech, oak and fir. *Proceedings of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine*, 3, 72-77. Retrieved from <http://fasu.nltu.edu.ua/index.php/nplanu/issue/view/19>] (in Ukrainian)
- Черневий, Ю.І. (2013). Розвиток вертикальної структури гірських ялицево-букових деревостанів. *Науковий вісник НЛТУ України*, 23(6), 93-100. [Cherneviy, Yu.I. (2013). Development of the vertical structure of mountain fir-beech stands. *Scientific Bulletin of Ukrainian National Forestry University*, 23(6), 93-100. Retrieved from https://nv.nltu.edu.ua/Archive/2013/23_6/index23_6.htm] (in Ukrainian)
- Швыденко, А.И. (1980). *Пихтовые леса Украины*. Львов: Вища школа. [Shvydenko, A.I. (1980). *Fir forests of Ukraine*. Lviv: Higher School] (in Russian)
- Bosela, M., Lukac, M., Castagneri, D., Sedmák, R., Biber, P., Carrer, M., & Büntgen, U. (2018). Contrasting effects of environmental change on the radial growth of co-occurring beech and fir trees across Europe. *Science of the Total Environment*, 615, 1460-1469. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.09.092>
- Braun-Blanquet, J. (1964). *Pflanzensoziologie. Grundlege der Vegetationskunde*. Wien-New York: Springer. [Braun-Blanquet, J. (1964). *Plant sociology. Basic features of vegetation science*. Vienna-New York: Springer] (in German)
- Čater, M., Diaci, J., & Roženberger, D. (2014). Gap size and position influence variable response of *Fagus sylvatica* L. and *Abies alba* Mill. *Forest Ecology and Management*, 325, 128-135. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.04.001>
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., & Paulissen, D. (1991). Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, 18, 248. Retrieved from https://www.researchgate.net/publication/235710596_Zeigwerte_von_Pflanzen_in_Mitteleuropa (in German)
- Forrester, D.I., & Bauhus, J. (2016). A review of processes behind diversity-productivity relationships in forests. *Current Forestry Reports*, 2, 45-61. <https://doi.org/10.1007/s40725-016-0031-2>
- Grime, J.P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester: J. Wiley and Sons.
- Hilmers, T., Avdagić, A., Bartkiewicz, L., Bielak, K., Binder, F., Bončina, A., ... Pretzsch, H. (2019). The productivity of mixed mountain forests comprised of *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, and *Abies alba* across Europe. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 92(5), 512-522. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpz035>
- Index Fungorum. Retrieved from <http://www.index-fungorum.org>
- Janík, D., Adam, D., Hort, L., Král, K., Šamonil, P., Unar, P., & Vrška, T. (2014). Tree spatial patterns of *Abies alba* and *Fagus sylvatica* in the Western Carpathians over 30 years. *European Journal of Forest Research*, 133, 1015-1028. <https://doi.org/10.1007/s10342-014-0819-1>
- Kulbanska, I.M., Plikhtyak, P.P., Shvets, M.V., Soroka, M.I., & Goychuk, A.F. (2022). *Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945) Brady et al. 2013 as the causative agent of bacterial dropsy of common silver fir (*Abies alba* Mill.). *Folia forestalia polonica. Series A Forestry*, 64(3), 173-183. <https://doi.org/10.2478/ffp-2022-0015>
- Larrieu, L., Cabanettes, A., Brin, A., Bouget, C., & Deconchat, M. (2014). Tree microhabitats at the stand scale in montane beech-fir forests: practical information for taxa conservation in forestry. *European Journal of Forest Research*, 133, 355-367. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0767-1>
- Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., & Granier, A. (2005). Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees*, 19, 385-401. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0397-9>
- Magh, R.K., Eiferle, C., Burzlaff, T., Dannenmann, M., Rennenberg, H., & Dubbert, M. (2020). Competition for water rather than facilitation in mixed beech-fir forests after drying-wetting cycle. *Journal of Hydrology*, 587, 124944. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2020.124944>
- Martin-Benito, D., Molina-Valero, J.A., Pérez-Cruzado, C., Bigler, C., & Bugmann, H. (2022). Development and long-term dynamics of old-growth beech-fir forests in the Pyrenees: Evidence from dendroecology and dynamic vegetation modelling. *Forest Ecology and Management*, 524, 120541. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120541>
- Matuszkiewicz, W. (2022). *Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski*. Warszawa: PWN. [Matuszkiewicz, W. (2022). *Guide for the determination of plant communities in Poland*. Warszawa: PWN] (in Polish)

- Maxime, C., & Hendrik, D. (2011). Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees*, 25(2), 265-276. <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0503-0>
- Nagel, T.A., Svoboda, M., & Diaci, J. (2006). Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth *Fagus-Abies* forest in southeastern Slovenia. *Forest Ecology and management*, 226(1-3), 268-278. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.01.039>
- Nagel, T.A., Svoboda, M., Rugani, T., & Diaci, J. (2010). Gap regeneration and replacement patterns in an old-growth *Fagus-Abies* forest of Bosnia-Herzegovina. *Plant Ecology*, 208, 307-318. DOI:10.1007/s11258-009-9707-z
- Paluch, J.G. (2007). The spatial pattern of a natural European beech (*Fagus sylvatica* L.) – silver fir (*Abies alba* Mill.) forest: A patch-mosaic perspective. *Forest Ecology and Management*, 253(1-3), 161-170. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.07.013>
- Pretzsch, H. (2005). Stand density and growth of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.): evidence from long-term experimental plots. *European Journal of Forest Research*, 124, 193-205. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0068-4>
- Raunkiaer, C. (1934). *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford: Clarendon Press.
- Rita, A., Gentilella, T., Ripullone, F., Todaro, L., & Borghetti, M. (2014). Differential climate-growth relationships in *Abies alba* Mill. and *Fagus sylvatica* L. in Mediterranean mountain forests. *Dendrochronologia*, 32(3), 220-229. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2014.04.001>
- Rudawska, M., Pietras, M., Smutek, I., Strzeliński, P., & Leski, T. (2016). Ectomycorrhizal fungal assemblages of *Abies alba* Mill. outside its native range in Poland. *Mycorrhiza*, 26(1), 57-65. <https://doi.org/10.1007/s00572-015-0646-3>
- Scamoni, A. (1967). *Einführung in die praktische Vegetationskunde*. Berlin: Deutsche Verlag der Wissenschaften. [Scamoni, A. (1967). *Introduction to practical phytosociology*. Berlin: German publishing house of the sciences] (in German)
- Szewczyk, J., & Szwagrzyk, J. (1996). Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand. *Vegetatio*, 122, 37-46. <https://doi.org/10.1007/BF00052814>
- Szwagrzyk, J., & Szewczyk, J. (2009). Tree mortality and effects of release from competition in an old-growth *Fagus-Abies-Picea* stand. *Journal of Vegetation Science*, 12(5), 621-626. <https://doi.org/10.2307/3236901>
- Travaglini, D., Paffetti, D., Bianchi, L., Bottacci, A., Bottalico, F., Giovannini, G., & Calamini, G. (2012). Characterization, structure and genetic dating of an old-growth beech-fir forest in the northern Apennines (Italy). *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 146(1), 175-188. <https://doi.org/10.1080/11263504.2011.650731>
- World Flora Online. Retrieved from <https://www.worldfloraonline.org>
- Zimmermann, J., Hauck, M., Dulamsuren, C., & Leuschner, C. (2015). Climate warming-related growth decline affects *Fagus sylvatica*, but not other broad-leaved tree species in Central European mixed forests. *Ecosystems*, 18(4), 560-572. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9849-x>

System-and-structural features of the phytobiota of the fir-beech forests of the Pokuttia Carpathians

M. Soroka¹, A. Wozniak², P. Plichtiak³,
A. Goychuk⁴, I. Kulbanska⁵

The article presents the results of the system-structural analysis of the flora of fir-beech forests of the low mountain terrain of the Pokuttia Carpathians. A forest stand inventory, flora and mycobiota inventory, phytosociological descriptions of the vegetation and its syntaxonomic analysis were carried out. It was established that, in total, 223 species of higher vascular plants belonging to 168 genera, 65 families, 46 orders, 6 classes, 5 divisions, and 31 species of bryophytes from 30 genera, 24 families, 10 orders,

¹ Myroslava Soroka – Full Member of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine, Doctor of Biological Sciences, Professor of the Department of Botany. Ukrainian National Forestry University, 103 General Chuprynya st., Lviv, 79057, Ukraine. Phone: +38-032-239-27-11. E-mail: myroslava_soroka@yahoo.com ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1037-6904>

² Andrzej Woźniak – Professor, Doctor Habilitated, Professor of the Department of Herbology and Plant Cultivation Techniques, University of Life Sciences in Lublin, 13 Akademicka st., Lublin 20-950, Poland. Phone: +48-814-456-610. E-mail: andrzej.wozniak@up.lublin.pl ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9845-7003>

³ Petro Plikhtyak – Forestry, State Enterprise “Kuty Forestry”, 1 Sichovye Streltsiv str., smt Yabluniv, 78621, Kosiv district, Ivano-Frankivsk region, Ukraine. Tel.: +38-03478-3-66-44. E-mail: kdlhlis@ukr.net ORCID: <https://orcid.org/0009-0007-9747-0453>

⁴ Anatoliy Goychuk – Full Member of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine, Doctor of Agricultural sciences, Professor, Professor of the Department of Biology Forest and Hunting science. National University of Life and Environmental sciences of Ukraine, 19 General Rodimtsev st., Kyiv, 03041, Ukraine. Tel.: +38-050-930-04-46. E-mail: ogoychuk@gmail.com ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6827-2307>

⁵ Ivanna Kulbanska – Ph.D Biology, Associate Professor of Forestry. National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, 19 General Rodimtsev st., Kyiv, 03041, Ukraine. Tel.: +38-050-781-97-10. E-mail: kulbanska@nubip.edu.ua ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3424-8106>

5 classes, 2 divisions were found in the composition of the vegetation cover of the fir-beech forests over an 11-year observation period. As was clarified, the coenoflora of fir-beech forests is arranged according to the scheme characteristic of broadleaved forests in general. It was found that among the life forms of plants in fir-beech forests, the leading role belongs to polycarpic herbs, the participation of which reaches 74.0%. Among perennial grasses in closed stands, long-rhizome species dominate (22.7%). When the phytoenvironment of fir-beech forests is changed in the process of selective felling, tap-rooted (19.3%) and bundle-rooted (11.3%) plants appear among herbaceous plants, the role of which in natural forests is insignificant. Among plants, vegetatively mobile species (40.0%) with a stress-tolerant life strategy (S) (55%) predominate. The fir-beech forests have a characteristic set of climomorphs – here there is a significant share of hemicryptophytes (46.0%) and cryptophytes (30.0%) and an insignificant participation of chamaephytes (3%). The set of ecological groups of plants in fir-beech forests is specific: sciomesophytes (30.1%), mesophytes (32.8%), megatrophs (22.4%), and neutrophils (34.6%) predominate here.

The changes in the vegetation cover at the species and coenotic levels were studied and the patterns of natural renaturalization of the forest environment after low-intensity selective felling were established. The dynamics of species composition was studied in 10 test plots of fir-beech forests of different ages over a period of 11 years. Observations of changes that occurred in the species composition of the phytobiota in the process of self-overgrowth of felled areas were based on recording the quantitative indicators of species from 5 test groups – characteristic of silver fir, European beech, felled areas, groups of ruderal and meadow species. As a result of long-term studies, it was revealed that depending on the number of years after felling, species of different test groups demon-

strate three types of dynamics of quantitative indicators. A decreasing type of dynamics is noted in ruderal and meadow species which react negatively to a drop in the level of illumination with the appearance of bushes and young tree growth. The growing dynamics is typical for species of felled areas and forest edges, which over time occupy larger and larger areas in thinned forests. An intermediate dynamics type is found in all forest species which in the first years after felling demonstrate a decrease in quantitative indicators, and after 5-6 years gradually return to previous parameters. Some of them die irreversibly. The general trends of vegetation cover dynamics are as follows – with the beginning of regeneration processes, the total number of species decreases, later their number increases due to ruderal species, and the number of forest species continues to decrease. And only after the 8th year, the species composition acquires initial features.

Regarding the coenotic level of phytobiota dynamics, 4 stages of regeneration of the forest environment can be distinguished here. The first stage (invasive) lasts from 1 to 3 years after felling and is characterized by an unstable composition of grass species. The second stage (agglomerative) appears 4-5 years after felling. It can be identified by the formation of short-term groups of ruderal species and the development of agglomerations of felled areas species. The third stage (demutation) is crucial for the reproduction of fir-beech forests and it occurs 7-8 years after felling. At this time, weed species, which were introduced at the early stages, disappear and competition begins between the young growth of trees and species of felled areas. The fourth stage (forest) begins approximately 12-20 years after felling. It is actually the life of a formed forest up to homeostasis.

Key words: beech; fir; biodiversity; flora structure; forest ecosystems; vegetation syntaxonomy; J. Braun-Blanquet's method.