

УДК 581.526.42

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ УКРАИНСКОГО РАСТОЧЬЯ

В. М. Скробала

*Национальный лесотехнический университет Украины
Украина, 79057, Львов, ул. Генерала Чупринки, 103*

E-mail: skrobala@ukr.net, viktorskrobala@gmail.com

Поступила в редакцию 15.04.2020 г.

Представлены результаты исследований экологических закономерностей распределения лесной растительности Украинского Расточья на основе анализа флористического состава растительных сообществ. Использовались следующие методы: фитоиндикация экологических режимов на основе экологических шкал Ф. Н. Цыганова, методы получения данных, многомерная ординация растительных сообществ на основе анализа главных компонентов, дисперсионный анализ, статистическая обработка экологических параметров экотопов лесной растительности. Дана фитоиндикационная оценка условий местопроизрастания лесных фитоценозов, включающих 22 ассоциации классов *Vaccinio-Piceetea*, *Oxycocco-Sphagnetea*, *Alnetea glutinosae* и *Quercio-Fagetea*, по девяти параметрам: *Tm* – термический режим, *Kп* – континентальность климата, *Om* – омброклимат, *Сг* – криоклимат, *Nd* – влажность почвы, *Tг* – содержание солей, *Rc* – кислотность почвы, *Nt* – минеральный азот, *Lc* – режим освещенности–затенения. На основе структуры взаимосвязей между экологическими параметрами определены основные закономерности формирования экотопов лесной растительности. Фитоценологическое пространство лесной растительности Украинского Расточья упрощенно можно представить в виде восьмиугольника, в углах которого расположены 8 ассоциаций. Многомерная ординация лесной растительности характеризуется расположением редких фитоценозов на периферии экологического и фитоценологического пространства. Закономерности формирования лесной растительности позволяют решать вопросы динамики растительного покрова, взаимосвязей различных типов растительности и экологического прогнозирования.

Ключевые слова: *фитоиндикация, экологические шкалы, многомерная ординация растительности, фитоценологическое пространство, экологическое пространство, математическое моделирование.*

DOI: 10.15372/SJFS20200506

ВВЕДЕНИЕ

Украинское Расточье представляет собой суженную холмистую грядку 15–20 км шириной и до 400 м высотой, изрезанную широкими заболоченными долинами рек, которая тянется в направлении от Львова на северо-запад к Польше. Своеобразное географическое положение на границе с Карпатами, Полесьем и Подольем на линии главного европейского водораздела наложило свой отпечаток на разнообразие почвенных условий и растительности региона (Сорока, 2008b).

В современном растительном покрове преобладают лесные фитоценозы. Наряду с типич-

ными грабово-дубовыми, грабово-буковыми и сосновыми насаждениями встречаются фитоценозы с уникальным сочетанием в древостое бука лесного *Fagus sylvatica* L. и сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., бука лесного и дуба скального *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. Их происхождение и в настоящее время является предметом научных дискуссий (Бутейко, 1975; Кагало, 2012).

Результаты научных исследований лесной растительности Расточья изложены в многочисленных статьях, монографиях, диссертационных работах (Косець, 1953; Козій, 1963; Лісівницькі дослідження..., 1972; Жижин и др., 1988; П'ясецький, 2009; Придка, Дебринюк,

2013). Большая часть из них выполнена на основе принципов доминантной классификации и эколого-лесоводственной типологии Алексева–Погребняка (Гринь, Бродис, 1971; Стойко и др., 1990, 1997). Современный период исследований лесной растительности характеризуется более интенсивным внедрением принципов и методов эколого-флористической классификации (Сорока, 1998, 2007, 2008b, 2011; Ткачик, 1998). Экологическим закономерностям формирования лесной растительности посвящено сравнительно небольшое количество публикаций (Сорока, 2008a, 2012; Скробала, 2009, 2015).

Цель данного исследования – анализ механизма становления потенциальных фитоценоструктур лесной растительности Украинского Расточья.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в растительных сообществах, относящихся к 21 ассоциации лесной и одной ассоциации лесоболотной растительности (Сорока, 2008b):

– класс *Vaccinio-Piceetea*: 1. *Cladonio-Pinetum*; 2. *Peucedano-Pinetum*; 3. *Leucobryo-Pinetum*; 4. *Molinio-Pinetum*; 5. *Festuco ovinae-Pinetum*; 6. *Quercu roboris-Pinetum*; 7. *Vaccinio uliginosi-Pinetum*; 8. *Vaccinio uliginosi-Betuletum pubescentis*;

– класс *Oxycocco-Sphagnetea*: 9. *Ledo-Sphagnetum magellanicum*;

– класс *Alnetea glutinosae*: 10. *Sphagno squarrosi-Alnetum*; 11. *Betulo-Salicetum repentis*; 12. *Ribeso nigri-Alnetum*; 13. *Salicetum pentandrocineriae*;

– класс *Quercu-Fagete*: 14. *Potentillo albae-Quercetum*; 15. *Fraxino-Alnetum*; 16. *Stellario nemorum-Alnetum glutinosae*; 17. *Dentario glandulosae-Fagetum*; 18. *Luzulo pilosae-Fagetum*; 19. *Carici pilosae-Fagetum*; 20. *Mercuriali-Fagetum (com. Fagus sylvatica-Mercurialis perennis)*; 21. *Tilio cordatae-Carpinetum betuli*; 22. *Phyllitido-Aceretum*.

Фитоиндикационную оценку экологических условий около 500 сообществ лесной растительности осуществляли на основе экологических шкал Д. Н. Цыганова (1983) по девяти параметрам: *Tm* – термический режим, *Kп* – континентальность климата, *Om* – омброклимат, *Cr* – криоклимат, *Hd* – влажность почвы, *Tr* – содержание солей, *Rc* – кислотность почвы, *Nt* – минеральный азот, *Lc* – режим освещенности–затенения (Цыганов, 1983; Дідух, Плюта, 1994).

Кроме собственных описаний использовали данные литературных источников (Ткачик, 1998; Сорока, 2008b). Названия синтаксонов представлены согласно синтаксономической схеме растительности региона (Сорока, 2008b).

Экологические закономерности распределения лесной растительности изучали методами получения данных (Дюк, Самойленко, 2001). Получение данных – это процесс аналитического исследования больших массивов информации с целью выявления определенных закономерностей и зависимостей между переменными (скрытых знаний) и достоверного прогнозирования процессов и явлений (Дюк, Самойленко, 2001). Исследования состояли из трех основных этапов: изучения структуры взаимного расположения фитоценозов в многомерном пространстве признаков экологических параметров, математического моделирования структуры и проверки математической модели. Математическое моделирование осуществляли путем установления систематических взаимосвязей между экологическими параметрами лесных фитоценозов (Скробала, 2009). Каждое растительное сообщество можно представить в виде точки в многомерном пространстве признаков, координаты которой соответствуют значениям параметров экологических режимов. В этом случае сходство фитоценозов по совокупности экологических параметров можно определить на основе расстояний между точками. Суть дальнейшей математической процедуры заключается в выделении осей максимального варьирования растительности, определении их количества, оценке вклада каждого экологического параметра в варьирование на основе анализа главных компонент (Скробала, 2009). Вычисления проводили при помощи пакета программ *Statistica 6.0* (Боровиков, 2003). Проверку полученных результатов выполняли на основе анализа литературных источников (Ткачик, 1998; Сорока, 2008b).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Лесная растительность формируется в условиях большого разнообразия экотопов (табл. 1). Большую роль в перераспределении экологических факторов играют эрозионные формы рельефа, коррелирующие с геологическим строением и почвенным покровом (Сорока, 2011). Перепад высот в окрестностях Львова достигает 100–150 м. Высокая крутизна поверхности обуславливает контрасты в поступлении солнечной радиации на склоны разной экспозиции.

Таблица 1. Экологические параметры местопроизрастаний и результаты математического моделирования многомерной ординации лесной растительности Украинского Расточья

Синтаксон	Средние значения экологических параметров местопроизрастаний (баллы) и положение на осях максимального варьирования растительности											
	Tm	Kn	Om	Cr	Hd	Tr	Rc	Nt	Lc	Factor ₁	Factor ₂	Factor ₃
1	7.68	8.17	8.64	7.58	12.18	4.80	4.53	3.47	3.84	1.46	1.27	-0.57
2	7.04	8.48	8.96	6.98	13.02	4.68	4.86	4.10	4.87	2.07	1.14	0.43
3	7.01	8.61	9.21	6.68	13.46	4.24	4.22	3.96	5.09	2.98	1.35	0.77
4	7.46	8.41	8.78	7.34	14.91	5.31	5.46	3.59	4.04	1.65	-0.40	-0.70
5	7.23	8.64	8.57	6.84	11.89	5.41	5.50	4.26	3.91	1.38	0.04	0.94
6	7.87	8.32	8.55	7.60	12.97	5.39	5.95	5.00	4.93	-0.12	0.74	0.08
7	5.88	8.47	9.85	6.17	14.74	4.34	3.90	3.66	4.13	4.83	0.64	-0.57
8	7.31	8.47	8.94	7.04	14.21	5.06	5.15	4.56	4.84	1.61	0.40	0.06
9	5.90	8.74	9.48	6.00	15.14	4.51	4.26	3.62	3.69	4.78	-0.53	0.03
10	7.85	8.51	8.30	7.23	15.76	6.34	6.52	5.59	3.84	-0.16	-2.15	-0.52
11	7.71	8.41	8.26	7.09	15.35	6.35	6.57	4.99	3.43	0.15	-2.17	-0.83
12	7.79	8.57	8.33	7.21	15.60	6.32	6.66	5.83	3.94	-0.23	-2.11	-0.27
13	7.61	8.73	8.19	6.86	15.71	6.44	6.52	5.24	3.41	0.40	-2.86	-0.03
14	8.19	8.45	8.36	7.74	12.21	5.63	6.66	5.23	4.69	-0.88	0.40	0.60
15	8.05	8.48	8.38	7.35	14.65	6.36	6.70	5.94	4.68	-0.85	-1.14	-0.00
16	7.95	8.00	8.39	8.04	13.56	6.12	6.57	6.65	5.27	-1.85	0.53	-0.83
17	8.82	8.50	8.09	8.50	13.01	6.29	7.14	6.35	5.36	-2.73	0.02	0.74
18	7.83	8.41	8.49	7.51	13.25	5.24	6.31	5.46	5.29	-0.32	0.67	0.46
19	8.35	8.25	8.29	8.07	12.65	6.08	6.48	6.12	5.78	-2.01	0.93	0.32
20	8.40	7.91	8.36	8.36	12.37	6.30	7.35	6.41	5.57	-2.82	1.15	-0.68
21	8.34	8.26	8.30	8.05	12.70	6.00	7.03	6.17	5.52	-2.08	0.68	0.25
22	8.73	7.83	8.33	8.87	12.78	6.11	7.54	6.42	5.18	-3.18	1.05	-1.21
Mean	7.74	8.40	8.56	7.45	13.64	5.66	6.08	5.20	4.67	0.00	0.00	0.00
Std. Dev.	0.80	0.31	0.49	0.72	1.34	0.79	1.16	1.10	0.81	2.27	1.33	0.90

Примечание. Factor₁₋₃ – оси максимального варьирования растительности, комплексные градиенты среды, Mean – средняя арифметическая величина, Std. Dev. – среднее квадратическое отклонение. Синтаксоны: 1 – Cladonio-Pinetum; 2 – Peucedano-Pinetum; 3 – Leucobryo-Pinetum; 4 – Molinio-Pinetum; 5 – Festuco ovinae-Pinetum; 6 – Quercu roboris-Pinetum; 7 – Vaccinio uliginosi-Pinetum; 8 – Vaccinio uliginosi-Betuletum pubescentis; 9 – Ledo-Sphagnetum magellanici; 10 – Sphagno squarrosi-Alnetum; 11 – Betulo-Salicetum repentis; 12 – Ribeso nigri-Alnetum; 13 – Salicetum pentandro-cinereae; 14 – Potentillo albae-Quercetum; 15 – Fraxino-Alnetum; 16 – Stellario nemorum-Alnetum glutinosae; 17 – Dentario glandulosae-Fagetum; 18 – Luzulo pilosae-Fagetum; 19 – Carici pilosae-Fagetum; 20 – Mercuriali-Fagetum (com. Fagus sylvatica-Mercurialis perennis); 21 – Tilio cordatae-Carpinetum betuli; 22 – Phyllitido-Aceretum.

Высотная дифференциация лесной растительности заметна на юго-западном макросклоне региона. Максимальные высоты (более 350 м над ур. м.) занимают буковые леса. С уменьшением высоты над уровнем моря им на смену приходят дубово-грабовые леса ассоциации *Tilio cordatae-Carpinetum betuli* (300–350 м над ур. м.), дубовые леса ассоциации *Potentillo albae-Quercetum* (260–300 м над ур. м.), дубово-сосновые леса ассоциации *Quercu roboris-Pinetum* (подножия хребтов), сосновые леса (аккумуляционные формы рельефа) (Сорока, 2011).

Высотная дифференциация лесной растительности находит свое отражение в различиях климатических факторов. Минимальные значения параметров термического режима харак-

терны для сообществ заболоченных лесов ассоциации *Vaccinio uliginosi-Pinetum* и лесных болот ассоциации *Ledo-Sphagnetum magellanici* (см. табл. 1). Абсолютные значения параметров термического режима изменяются от 5.25 (бореальный тип, сосновое болото ассоциации *Ledo-Sphagnetum magellanici*) до 9.14 баллов (неморальный тип, буковые леса ассоциации *Dentario glandulosae-Fagetum*). Среди климатических факторов высокой вариабельностью отличается также криоклимат (диапазон значений 5.58–8.96 баллов, режим умеренных и мягких зим).

Режим влагообеспеченности местопроизрастаний лесной растительности характеризуется наибольшей вариабельностью по сравнению с другими экологическими факторами. Это объ-

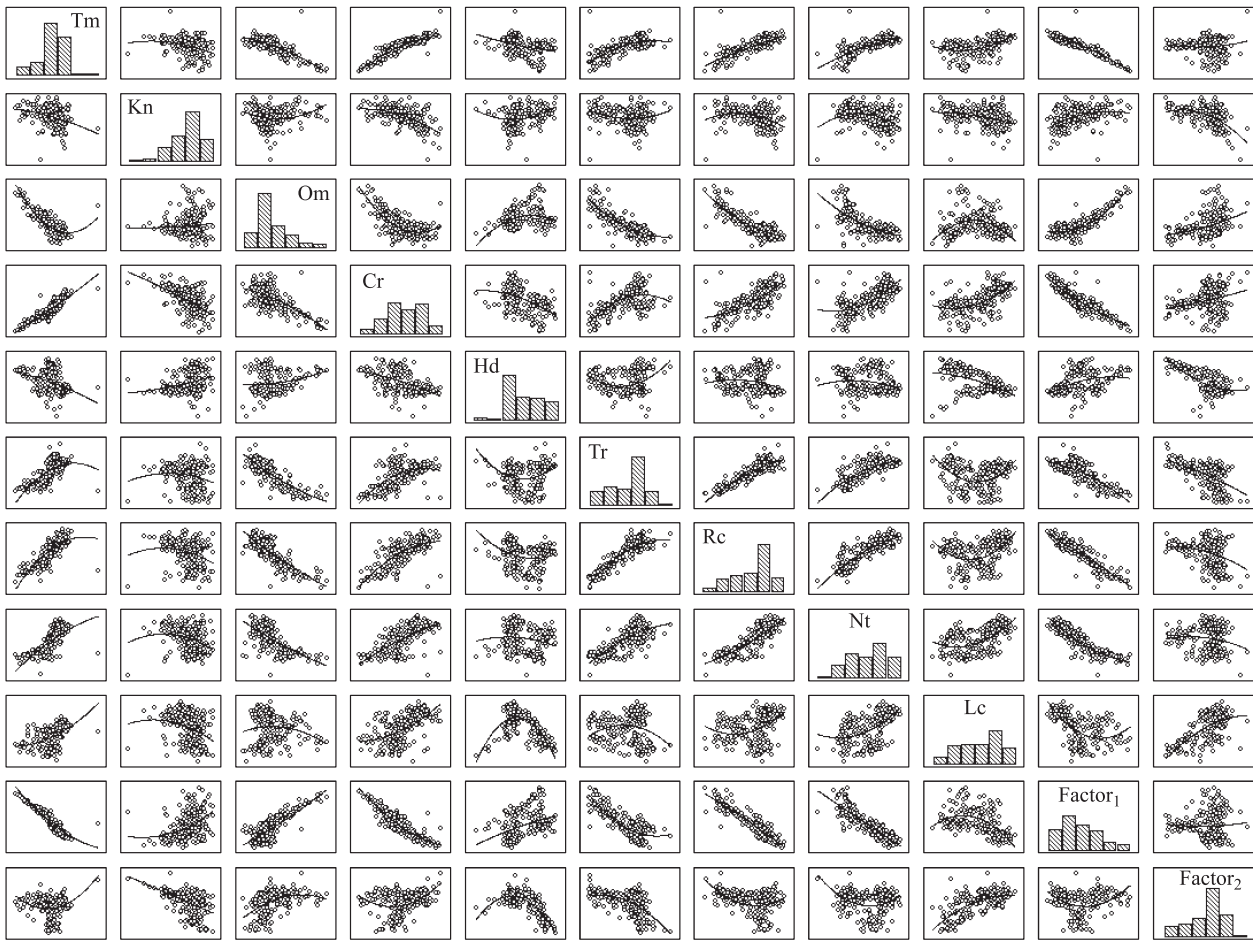


Рис. 1. Система взаимосвязей между экологическими параметрами условий местопроизрастания лесной растительности Украинского Расточья и комплексными градиентами среды.

яняется неоднородными условиями рельефа, механическим составом почвы, содержанием гумуса.

Минимальные параметры влажности почвы ($Hd = 9.50\text{--}11.54$ балла) характерны для местопроизрастаний ассоциаций *Cladonio-Pinetum* и *Festuco ovinae-Pinetum* – сухолесолучной тип режима увлажнения.

Местопроизрастаниям ассоциаций *Salicetum pentandro-cinereae* и *Sphagno squarrosi-Alnetum* свойственны максимальные параметры влажности почвы – сыролесолучной и болотнолесолучной типы режима увлажнения.

Оптимальные условия влагообеспеченности почв (свежие и влажные типы) наблюдаются на участках с дубово-грабовыми лесами ассоциации *Tilio cordatae-Carpinetum betuli* ($Hd = 12.32\text{--}13.37$ балла).

Экотопы лесной растительности существенно отличаются содержанием азота в почве – от очень бедных азотом почв ($Nt = 3.00\text{--}3.50$ балла) в отдельных сообществах ассоциаций *Cladonio-Pinetum*, *Vaccinio uliginosi-Pinetum* и *Ledo-*

Sphagnetum magellanicum до достаточно обеспеченных азотом почв ($Nt = 6.50\text{--}7.18$ балла) в экотопах ассоциаций *Tilio cordatae-Carpinetum betuli*, *Stellario nemorum-Alnetum glutinosae*, *Dentario glandulosae-Fagetum*, *Mercuriali-Fagetum*.

Анализ зависимости между экологическими параметрами местопроизрастаний лесной растительности указывает на наличие средней и высокой силы связи между отдельными переменными (рис. 1).

Так, для параметров содержания азота и кислотности почвы коэффициент корреляции $r = 0.84$; содержания азота и солей $r = 0.75$; параметр термического режима связан с криорежимом ($r = 0.89$), влажностью климата ($r = -0.77$), рН почвы ($r = 0.79$), содержанием азота ($r = 0.73$). Таким образом, для многомерной ординации лесной растительности характерно наличие упорядоченной структуры, что дает основания для математической процедуры уменьшения размерности пространства и построения типологической схемы.

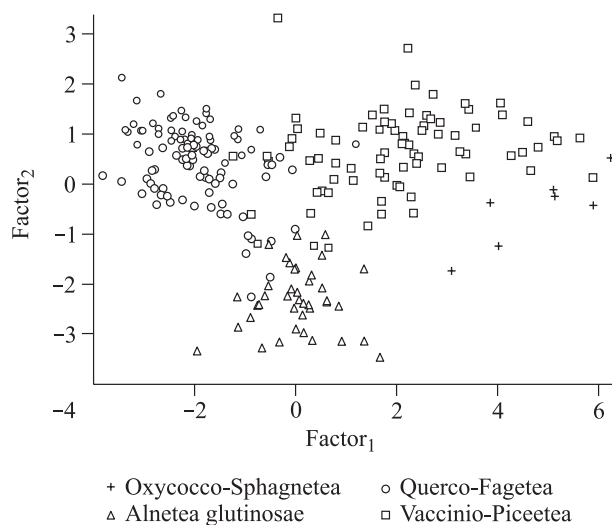


Рис. 2. Фитоценологическое пространство лесной растительности Украинского Расточья.

Поскольку экологические параметры местопроизрастаний лесной растительности коррелированы между собой, результаты наблюдений можно объяснить небольшим количеством новых переменных, которые непосредственно не измеряются, но могут быть получены через линейную комбинацию входных данных (Дюк, Самойленко, 2001). Это позволяет уменьшить размерность пространства наблюдений. Графически процедура расчетов сводится к перемещению начала координат в центр данных и поворота осей координат таким образом, чтобы абсцисса проходила в направлении максимальной дисперсии множества данных (рис. 2).

Результаты математического моделирования на основе корреляционной матрицы можно представить следующими формулами:

$$\begin{aligned} \text{Factor}_1 = & -0.406 \times \text{Tm} + 0.181 \times \text{Kn} + \\ & + 0.366 \times \text{Om} - 0.395 \times \text{Cr} + 0.168 \times \text{Hd} - \\ & - 0.350 \times \text{Tr} - 0.402 \times \text{Rc} - 0.386 \times \text{Nt} - \\ & - 0.224 \times \text{Lc}, I_1 = 5.16, \end{aligned} \quad (1)$$

$$\begin{aligned} \text{Factor}_2 = & 0.018 \times \text{Tm} - 0.370 \times \text{Kn} + \\ & + 0.274 \times \text{Om} + 0.215 \times \text{Cr} - 0.523 \times \text{Hd} - \\ & - 0.408 \times \text{Tr} - 0.212 \times \text{Rc} - 0.081 \times \text{Nt} + \\ & + 0.500 \times \text{Lc}, I_2 = 1.77, \end{aligned} \quad (2)$$

$$\begin{aligned} \text{Factor}_3 = & 0.057 \times \text{Tm} + 0.833 \times \text{Kn} - \\ & - 0.166 \times \text{Om} - 0.150 \times \text{Cr} - 0.389 \times \text{Hd} - \\ & - 0.101 \times \text{Tr} + 0.003 \times \text{Rc} + 0.078 \times \text{Nt} + \\ & + 0.293 \times \text{Lc}, I_3 = 0.82, \end{aligned} \quad (3)$$

где Factor_i – компонентные координаты, комплексные градиенты среды; I_i – собственные значения векторов.

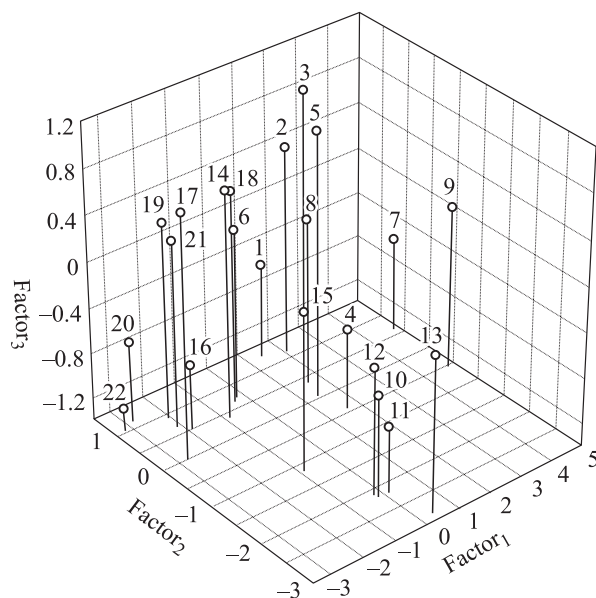


Рис. 3. Трехмерная ординация лесной растительности Украинского Расточья. Числовая нумерация синтаксонов здесь и на рис. 4 соответствует таблице.

Из анализа характеристик собственных чисел I_i следует, что две главные компоненты Factor_{1-2} обеспечивают 77.0 %, а три Factor_{1-3} – около 86.1 % общей дисперсии, поэтому для многих целей анализа достаточно использовать двух- и трехмерную проекцию исходной матрицы данных (см. рис. 2, 3).

Собственные векторы корреляционной матрицы (1–3) позволяют выделить комбинации экологических факторов, определяющих оси максимального варьирования лесной растительности. Основная закономерность формирования экотопов лесной растительности (первая главная компонента) заключается в такой структуре взаимосвязей между экологическими параметрами (см. рис. 1): с уменьшением параметров термического режима (коэффициент корреляции $r = -0.92$) и криоклимата (морозности зим, $r = -0.90$), увеличением влажности климата ($r = 0.83$) уменьшаются параметры солевого режима ($r = -0.80$), pH почвы ($r = -0.91$) и содержания азота ($r = -0.88$). При этом наблюдается тенденция уменьшения затенения в ценозе ($r = -0.51$), увеличения влажности почвы ($r = 0.38$) и континентальности ($r = 0.41$). Первая главная компонента объясняет 57.4 % общей дисперсии, в основе ее значений достаточно четко прослеживается основная закономерность высотной дифференциации лесной растительности. Так, низкими значениями первой главной компоненты Factor_1 характеризуются сообщества ассоциаций *Dentario glandulosae-Fagetum*,

Phyllitido-Aceretum и Mercuriali-Fagetum, которые занимают возвышенные и средние части склонов (Сорока, 2011).

Высокие значения первой главной компоненты свойственны сообществам ассоциаций *Vaccinio uliginosi-Pinetum* и *Ledo-Sphagnetum magellanicum*. Ассоциация *Vaccinio uliginosi-Pinetum* объединяет заболоченные сосновые леса со значительным покрытием сфагновых мхов. Такие ценозы часто образуются на месте болотной ассоциации *Ledo-Sphagnetum magellanicum* (Сорока, 2008b). Ординация растительных сообществ на первой оси максимального варьирования в некоторой мере может служить показателем антропогенной нагрузки. В условиях лесных экотопов, расположенных в лесной зоне, экологическим эквивалентом возрастающего антропогенного воздействия являются увеличение содержания солей, уменьшение кислотности и влажности почвы, повышение температуры, уменьшение параметров влажности климата.

Вторая ось максимального варьирования лесной растительности дополнительно объясняет 19.7 % общей дисперсии данных. Значения функции $Factor_2$ в основном зависят от факторов влагообеспеченности почвы ($r = -0.70$), содержания солей ($r = -0.54$), затенения в ценозе ($r = 0.67$) и континентальности ($r = -0.49$). Низкими значениями второй главной компоненты $Factor_2$ характеризуются лесные насаждения класса *Alnetea glutinosae* ассоциаций *Salicetum pentandro-cinereae*, *Betulo-Salicetum repentis* и *Sphagno squarrosi-Alnetum*, которые формируются на затопляемых участках речных пойм с торфяными почвами (Сорока, 2008b). Высокие значения второй главной компоненты свойственны сосновым лесам ассоциаций *Leucobryo-Pinetum*, *Cladonio-Pinetum* и *Peucedano-Pinetum*, а также буковым лесам ассоциации *Mercuriali-Fagetum* (com. *Fagus sylvatica-Mercurialis perennis*). Вторая ось максимального варьирования растительности в определенной степени также отражает закономерности формирования лесной растительности в зависимости от условий рельефа, поскольку природные сообщества лишайниковых сосняков ассоциации *Cladonio-Pinetum* занимают вершины песчаных холмов с глубоким залеганием грунтовых вод. Вторая главная компонента отображает положительную корреляцию влагообеспеченности почвы и содержания азота, когда увеличение содержания влаги способствует увеличению плодородия почвы (см. рис. 1). Примером такой корреляции эдафических факторов служит эколого-фитоцено-

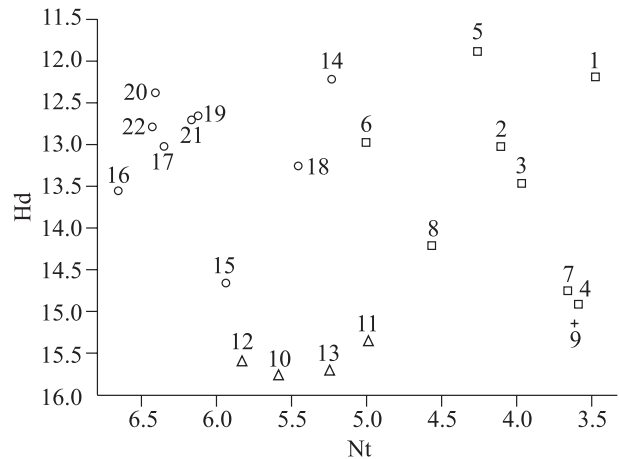


Рис. 4. Экологическое пространство лесной растительности Украинского Расточья.

тический ряд от ксерофильных олиготрофных лишайниковых сосняков ассоциации *Cladonio-Pinetum* к кустарниковым ивовым сообществам *Salicetum pentandro-cinereae* и сфагновым черноольховым лесам *Sphagno squarrosi-Alnetum* (рис. 4).

Третья ось максимального варьирования лесной растительности дополнительно объясняет всего 9.07 % общей дисперсии данных. Значения функции $Factor_3$ в основном зависят от факторов континентальности ($r = 0.75$) и влагообеспеченности почвы ($r = -0.35$). Минимальными значениями функции $Factor_3$ характеризуются малораспространенные ассоциации *Betulo-Salicetum repentis* и *Phyllitido-Aceretum*. *Betulo-Salicetum repentis* относится к пионерным кустарниковым сообществам на месте переходных болот.

Появление этой ассоциации характеризует первую стадию зарастания растительностью пойменных лугов и болот, необратимые изменения в болотных ценозах в сторону формирования черноольховых лесов (Сорока, 2008b). Ассоциация *Phyllitido-Aceretum* формируется на склонах большой крутизны на богатых почвах, чаще встречается в горах. На Расточье сохранились только производные буково-грабовые сообщества этой ассоциации, в растительном покрове которой доминирует костенец сколопендровый *Asplenium scolopendrium* (L.) Newm. (Сорока, 2008b). Ассоциации с минимальными значениями третьего комплексного градиента часто характеризуются низкой стойкостью к антропогенному влиянию.

В двухмерной системе координат фитоценологическое пространство лесной растительности напоминает силуэт птицы (см. рис. 2). Ее левое крыло представляют фитоценозы класса

Quercu-Fagetea, правое крыло – класса Vaccinio-Piceetea, хвост – класса Alnetea glutinosae, туловище – растительные сообщества ассоциаций Quercu roboris-Pinetum и термофильной дубравы Potentillo albae-Quercetum. Ассоциация Quercu roboris-Pinetum носит переходной характер между растительными сообществами ассоциации Tilio cordatae-Carpinetum betuli класса Quercu-Fagetea и ассоциации Peucedano-Pinetum класса Vaccinio-Piceetea. Центром ареала ассоциации Potentillo albae-Quercetum является Средиземноморье, на Расточье проходит восточная граница ее ареала (Сорока, 2008b). Растительные сообщества сосновых болот ассоциации Ledo-Sphagnetum magellanici класса Охусоссо-Sphagnetea расположены в нижней части правого крыла силуэта птицы.

Фитоценологическое пространство лесов класса Alnetea glutinosae упрощенно можно представить в виде эколого-фитоценологического ряда Salicetum pentandro-cinereae → Betulo-Salicetum repentis, Sphagno squarrosi-Alnetum → → Ribeso nigri-Alnetum. Растительные сообщества ассоциаций Betulo-Salicetum repentis и Salicetum pentandro-cinereae, которые занимают периферию фитоценологического пространства класса Alnetea glutinosae и древесной растительности в целом (см. рис. 3), являются наиболее уязвимыми к антропогенному воздействию. Их развитие зависит от характера изменений влагообеспеченности почвы и содержания азота. Ассоциация Betulo-Salicetum repentis, которая представляет первую стадию зарастания растительностью заливных лугов и болот, смещена в направлении пространства ассоциации соснового болота Ledo-Sphagnetum magellanici. Sphagno squarrosi-Alnetum – одна из самых распространенных ассоциаций пойменных лесов в прошлом до проведения осушительных работ (Сорока, 2008b). Из четырех ассоциаций класса Alnetea glutinosae Ribeso nigri-Alnetum характеризуется наибольшим фитоценологическим пространством, в связи с чем ее можно признать синтаксоном потенциальной лесной растительности переувлажненных мезо- и эвтрофных экотопов. Она формируется в пониженных местах с постоянной заболоченностью и слабым поверхностным стоком (Сорока, 2008b). В меру уменьшения влагообеспеченности почвы продолжением эколого-фитоценологического ряда являются ассоциации класса Quercu-Fagetea: вдоль потоков и рек на богатых почвах формируется ассоциация Fraxino-Alnetum; подножия холмов, вторую или третью прирусловые

террасы занимает Stellario nemorum-Alnetum glutinosae.

Фитоценологическое пространство лесов класса Quercu-Fagetea упрощенно можно представить в виде четырехугольника, в центре которого расположена ассоциация Tilio cordatae-Carpinetum betuli, а в углах: 1) Fraxino-Alnetum; 2) Dentario glandulosae-Fagetum; 3) Phyllitido-Aceretum и Mercuriali-Fagetum (com. Fagus sylvatica-Mercurialis perennis); 4) Luzulo pilosae-Fagetum и Potentillo albae-Quercetum. «Кислые» бучины ассоциации Luzulo pilosae-Fagetum занимают более бедные местопроизрастания, чем другие синтаксоны буковых лесов. Именно здесь формируются уникальные сосново-буковые и сосново-дубово-буковые леса. Сравнительный анализ расположения ассоциаций на типологической схеме свидетельствует, что формирование буковых насаждений происходит в условиях жесткой конкуренции с грабовыми и дубовыми насаждениями. Экологическое пространство грабовых и дубовых лесов вклинивается в экологическое пространство буковых ценозов, вытесняя последние из самых оптимальных экотопов. Иными словами, буковые насаждения формируются на периферии экологического пространства грабовых и дубовых лесов.

В условиях Украинского Расточья хвойные леса с доминированием сосны обыкновенной относятся к экстразональной растительности. Их распространение связано с наличием отложений водно-ледникового происхождения (Сорока, 2008b). Дифференциация сосновых лесов обусловлена орографическими факторами, глубиной залегания грунтовых вод. Cladonio-Pinetum объединяет самые бедные и наиболее ксероморфные сообщества сосны. Сырые боры Molinio-Pinetum занимают пониженные участки в долинах рек с бедными песчаными почвами и высоким уровнем грунтовых вод. Ассоциация Vaccinio uliginosi-Pinetum объединяет заболоченные сосновые леса со значительным покрытием сфагновых мхов. Такие ценозы часто образуются на месте болотной ассоциации Ledo-Sphagnetum magellanici. В условиях сырых суборей создаются условия для формирования пушистоберезовых лесов ассоциации Vaccinio uliginosi-Betuletum pubescentis (Сорока, 2008b).

Фитоценологическое пространство лесов класса Vaccinio-Piceetea упрощенно можно представить в виде пятиугольника, в центре которого расположены ассоциации Peucedano-Pinetum и Leucobryo-Pinetum, а в углах: 1) Cladonio-Pinetum; 2) Vaccinio uliginosi-Pinetum; 3) Molinio-

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа, баллы

Экологический параметр	SS Effect	Df Effect	MS Effect	SS Error	df Error	MS Error	F	p
Tm	113.81	21	5.42	30.71	205	0.15	36.18	0.000
Kn	9.63	21	0.46	12.22	205	0.06	7.69	0.000
Om	40.99	21	1.95	14.02	205	0.07	28.55	0.000
Cr	97.01	21	4.62	20.46	205	0.10	46.29	0.000
Hd	357.19	21	17.01	49.93	205	0.24	69.84	0.000
Tr	111.61	21	5.31	27.67	205	0.13	39.37	0.000
Rc	249.70	21	11.89	51.81	205	0.25	47.05	0.000
Nt	241.49	21	11.50	31.09	205	0.15	75.84	0.000
Lc	126.19	21	6.01	21.03	205	0.10	58.56	0.000

Примечание. SS Effect и SS Error – межгрупповая и внутригрупповая суммы квадратов отклонений; df – число степеней свободы; MS Effect и MS Error – средний квадрат отклонений для меж- и внутригрупповой изменчивости соответственно; F – критерий Фишера; p – уровень значимости.

Pinetum; 4) *Vaccinio uliginosi-Betuletum pubescentis*; 5) *Quercu roboris-Pinetum*.

Оценку различий между экологическими параметрами ассоциаций лесной растительности мы проводили при помощи дисперсионного анализа, результаты которого свидетельствуют, что максимальная значимость различий средних величин свойственна экологическим параметрам содержания азота, влагообеспеченности почв и освещенности в ценозе (табл. 2).

Минимальное значение критерия Фишера характерно для фактора континентальности климата. Таким образом, эдафическая сетка, которая лежит в основе эколого-лесоводственной типологии Алексева–Погребняка, характеризуется большой информативностью для дифференциации лесной растительности Украинского Расточья. Эти экологические факторы определяют и оси максимального варьирования лесной растительности (см. рис. 1–4). Практическая значимость полученных результатов состоит в том, что прогнозирование динамических тенденций, охрана и восстановление природных фитоценозов невозможны без учета их взаимосвязей с экологическими условиями. Благодаря математическому моделированию можно определить положение различных растительных сообществ на ординационной схеме лесной растительности. Так, ассоциации *Vaccinio uliginosi-Pinetum* и *Ledo-Sphagnetum magellanici* расположены на периферии фитоценологического пространства растительности. Вследствие ухудшения погодно-климатических условий и глобального потепления именно эти лесные фитоценозы оказались под угрозой исчезновения. Минимальными значениями первой главной компоненты ха-

рактеризуются ассоциации синантропной растительности полынь однолетняя *Artemisietum annua* L. (–4.30; –4.41; 4.40), *Sambucetum ebuli* (–3.99; –1.41; 0.32). Минимальные значения второй главной компоненты свойственны ассоциациям водной растительности *Myriophylletum verticillati* (–2.13; –6.13; –1.49) и *Ceratophylletum demersi* (–1.95; –6.01; –1.08). Положение раритетных лесных фитоценозов с уникальным сочетанием древесных видов можно охарактеризовать такими координатами в фитоценологическом пространстве:

- буково-сосновые леса (–1.77...1.01; 0.37...1.14; –0.48...1.17);
- дубово-буково-сосновые леса (0.68...3.78; 0.39...0.95; 0.78...2.05);
- скальнодубово-буковые леса (–0.89...–0.08; 0.46...2.37; –1.81...0.57);
- буковые леса с плющом (–3.52...–2.48; 1.50...2.26; –3.09...–1.29).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лесная растительность Украинского Расточья характеризуется большим разнообразием условий местопроизрастания. Оценка различий между экологическими параметрами ассоциаций лесной растительности свидетельствует о высокой значимости факторов содержания азота, влагообеспеченности почвы и освещенности в ценозе. Основная закономерность формирования экотопов лесной растительности Украинского Расточья заключается в такой структуре взаимосвязей между экологическими параметрами: с уменьшением параметров термического режима и криоклимата, увеличением влажности кли-

мата зменшуються параметри солевого режиму, рН ґрунту та вмісту азоту. Відображенням цієї закономірності є еколого-фітоценологічний ряд: букові ліси асоціацій *Dentario glandulosae-Fagetum* та *Mercuriali-Fagetum*, які займають підвищені та середні частини схилів → заболочені соснові ліси асоціацій *Vaccinio uliginosi-Pinetum* та соснові болота асоціації *Ledo-Sphagnetum magellanicum*.

Фітоценологічне простір лісної рослинності Українського Расточья спрощено можна представити у вигляді восьмикутника, у кутах якого розташовані асоціації: 1) *Cladonio-Pinetum*; 2) *Vaccinio uliginosi-Pinetum* та *Ledo-Sphagnetum magellanicum*; 3) *Molinio-Pinetum*; 4) *Salicetum pentandro-cinereae*; 5) *Fraxino-Alnetum*; 6) *Dentario glandulosae-Fagetum*; 7) *Mercuriali-Fagetum*; 8) *Luzulo pilosae-Fagetum* та *Quercus robur-Pinetum*. Багатомерна ординація лісної рослинності характеризується розташуванням рідкісних фітоценозів на периферії екологічного та фітоценологічного простору. Закономірності формування лісної рослинності дозволяють трактувати фітоценологічну інформацію в категоріях напрямку та відстані в багатомерному просторі ознак екологічних факторів, вирішуючи питання динаміки рослинного покриву, взаємозв'язків різних типів рослинності та екологічного прогнозування.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ (REFERENCES)

Боровиков В. П. *Statistica*. Искусство анализа данных на компьютере: для профессионалов. 2-е изд. СПб.: Питер, 2003. 688 с. [*Borovikov V. P. Statistica. Iskusstvo analiza dannykh na kompyutere: dlya professionalov* (Statistica. The art of computer data analysis: For professionals). 2-е изд. St. Petersburg: Piter, 2003. 688 p. (in Russian)].

Бутейко А. И. Сосново-буковые леса запада Украинской ССР: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Львов, 1975. 28 с. [*Buteiko A. I. Sosnovo-bukovye lesa zapada Ukrainской SSR: avtoref. dis. ... kand s.-kh. nauk* (Pine-beech forests of the west Ukrainian SSR: cand. (PhD) agr. sci. thesis). Lvov, 1975. 28 p. (in Russian)].

Гринь Ф. О., Брадіс Є. М. Рослинність УРСР. Ліси. Київ: Наукова думка, 1971. 460 с. [*Grin' F. O., Bradis E. M. Roslynnist' URSR. Lisy* (Vegetation of the UkrSSR. Forests). Kiev: Naukova dumka, 1971. 460 p. (in Ukrainian)].

Дідух Я. П., Плюта П. Г. Фітоіндикація екологічних факторів. Київ: Наукова думка, 1994. 280 с. [*Didukh Ya. P., Plyuta P. H. Fitoindykatsiya ekolohichnykh faktoriv* (Phytoindication of ecological factors). Kiev: Naukova dumka, 1994. 280 p. (in Ukrainian)].

Дюк В., Самоїленко А. *Data mining*: учеб. курс. СПб.: Питер, 2001. 368 с. [*Dyuk V., Samoylenko A. Data mining: ucheb. kurs* (Data mining: training course). St. Petersburg: Piter, 2001. 368 p. (in Russian)].

Жижин М. П., Кагало О. О., Чабан Х. І. Рослинність урочища Заливки заповідника Розточчя // Укр. ботан. журн. 1988. Т. 45. № 1. С. 68–72 [*Zhyzhyn M. P., Kagalo O. O., Chaban Kh. I. Roslynnist' urochyssha Zalyvki zapovidnyka Roztochya* (Vegetation of the locality Zalivki of the state reserve «Rostochie») // Ukr. botan. zhurn. (Ukr. Bot. J.) 1988. V. 45. N. 1. P. 68–72 (in Ukrainian with English abstract)].

Кагало О. О. ПЗ Розточчя // Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч. 1. Біосферні заповідники. Природні заповідники. Київ: Фітосоціоцентр, 2012. С. 325–335 [*Kagalo O. O. PZ Roztochya* (Nature reserve Roztochchya) // *Fitoriznomanittya zapovidnykiv i natsionalnykh pryrodnykh parkiv Ukrainy*. Ch. 1. Biosferni zapovidnyky. Pryrodni zapovidnyky (Phytodiversity of nature reserves and national nature parks of Ukraine. Pt. 1. Biosphere reserves. Nature reserves). Kiev: Fitosotsiotsentr, 2012. P. 325–335 (in Ukrainian)].

Козій Г. В. Флора і рослинність західних областей України // Праці ботанічного саду Львів. ун-ту. Львів: Видво Львів. ун-ту, 1963. С. 7–20 [*Koziy H. V. Flora i roslynnist' zakhidnykh oblastei Ukrainy* (Flora and vegetation of western regions of Ukraine) // *Pratsi botanichnoho sadu Lviv. un-tu* (Proc. Bot. Garden Lviv Univ.). Lviv: Lviv. Univ. Publ., 1963. P. 7–20 (in Ukrainian)].

Косець М. І. Нарис лісової рослинності Львівської області УРСР // Ботан. журн. АН УРСР. 1953. Т. 10. № 4. С. 75–85 [*Kosets M. I. Narys lisovoyi roslynnosti Lvivskoyi oblasti URSR* (Sketch of forest vegetation in Lviv region of UkrSSR) // *Botan. zhurn. AN UkrSSR* (Bot. J. Ukr. Acad. Sci.). 1953. V. 10. N. 4. P. 75–85 (in Ukrainian)].

Лісівницькі дослідження на Розточчі: зб. наук.-техн. праць. Львів: Каменяр, 1972. 312 с. [*Lisivnytski doslidzhennya na Roztochchi: zb. nauk.-tekhn. prats* (Forestry research in Roztochia: Coll. sci. & tech. works). Lviv: Kamenyar, 1972. 312 p. (in Ukrainian)].

Придка П. П., Дебринюк Ю. М. Лісові насадження Українського Розточчя: поширення та лісівничо-таксаційна характеристика // Наук. вісн. НЛТУ України. 2013. Вип. 23.16. С. 9–22 [*Pridka P. P., Debrinyuk Yu. M. Lisovi nasadzhennya Ukrainського Roztochchya: poshyrennya ta lisivnycho-taksatsiina kharakterystyka* (Forest stand of Ukrainian Roztochya: areal, silvicultural and biometric features) (Лісні насадження Українського Расточья: розповсюдження та лісоводствено-таксаційна характеристика) // *Nauk. visn. NLTU Ukrainy* (Sci. Bull. Ukr. Nat. For. Univ.). 2013. Iss. 23.16. P. 9–22 (in Ukrainian with English and Russian abstract)].

П'ясецький А. Про побудовання і біологічний розвиток ряду типів українського лісу // Наук. праці Лісівничої акад. наук України. 2009. Вип. 7. С. 157–166 [*P'yasetskiy A. Pro pobuduvannia i biolohichniy rozvytok ryadu typiv ukraynskoho lisu* (About structure and biological development of row for the Ukrainian forests types) (О построении и биологическом развитии ряда типов украинского леса) // *Nauk. pratsi Lisivnychoyi akad. nauk Ukrayiny* (Proc. For. Acad. Sci. Ukr.). 2009.

- Iss. 7. P. 157–166 (in Ukrainian with English and Russian abstract)].
- Скробала В. М. Координація лісової рослинності Українського Розточчя: рівень субформацій // Наук. вісн. НЛТУ України. 2009. Вип. 19.3. С. 49–52 [Skrobala V. M. Koordynatsiya lisovoyi roslynnosti Ukraynskoho Roztochchya: riven subformatsii (Coordination of forest vegetation in Ukrainian Roztochya: a subformation level) // Nauk. visn. NLTU Ukr. (Sci. Bull. Ukr. Nat. For. Univ.). 2009. Iss. 19.3. P. 49–52 (in Ukrainian with English abstract)].
- Скробала В. М. Екологія лісів Українського Розточчя // Наук. вісн. НЛТУ України. 2015. Вип. 25.6. С. 170–174 [Skrobala V. M. Ekologiya lisiv Ukrainського Roztochia (Ecology of the Ukrainian Roztochya forests) (Экология лесов Украинского Расточья) // Nauk. visn. NLTU Ukr. (Sci. Bull. Ukr. Nat. For. Univ.). 2015. Iss. 25.6. P. 170–174 (in Ukrainian with English and Russian abstract)].
- Сорока М. І. Синтаксономія рослинності Українського Розточчя // Наук. Вісн. УкрДЛТУ: зб. наук.-техн. праць, 1998. Вип. 7. С. 37–41 [Soroka M. I. Syntaksonomiya roslynnosti Ukraynskoho Roztochya (Syntaxonomy of vegetation of the Ukrainian Roztochia) // Nauk. visn. UkrDLTU: zb. nauk.-tehn. prats. (Sci. Bull. Ukr. Nat. For. Univ.: Coll. Sci. & Tech. Works). Lviv: Ukr. Univ. Wood & For. Technol. 1998. Iss. 7. P. 37–41 (in Ukrainian with English abstract)].
- Сорока М. І. Генезис асоціацій лісової рослинності Розточчя та динамічні тенденції у них // Наук. вісн. НЛТУ України. 2007. Вип. 17.4. С. 15–22 [Soroka M. I. Henezys asotsiatsii lisovoyi roslynnosti Roztochchya ta dynamichni tendentsiyi u nykh (Genesis of associations of forest vegetation of Roztocze and dynamic tendencies) // Nauk. Visn. NLTU Ukr. (Sci. Bull. Ukr. Nat. For. Univ.). 2007. Iss. 17.4. P. 15–22 (in Ukrainian with English abstract)].
- Сорока М. І. Ординація рослинності Українського Розточчя // Наук. вісн. НЛТУ Укр.. 2008a. Вип. 18.7. С. 23–29 [Soroka M. I. Ordynatsiya roslynnosti Ukrainського Roztochya (Ordination of the vegetation of Ukrainian Roztochia) // Nauk. visn. NLTU Ukr. (Sci. Bull. Ukr. Nat. For. Univ.). 2008a. Iss. 18.7. P. 23–29 (in Ukrainian with English abstract)].
- Сорока М. І. Рослинистість Українського Розточчя. Львів: Вид-во «Світ», 2008b. 432 с. [Soroka M. I. Roslynnist Ukraynskoho Roztochya (The vegetation of Ukrainian Roztochya). Lviv: Svit, 2008b. 432 p. (in Ukrainian)].
- Сорока М. І. Висотна диференціація рослинності на Розточчі // Наук. вісн. НЛТУ Укр. 2011. Вип. 21.17. С. 21–28 [Soroka M. I. Vysotna dyferentsiatsiya roslynnosti na Roztochchi (High-level differentiation of the Roztochia's vegetation) (Высотная дифференциация растительности на Расточье) // Nauk. visn. NLTU Ukr. (Sci. Bull. Ukr. Nat. For. Univ.). 2011. Iss. 21.17. P. 21–28 (in Ukrainian with English and Russian abstract)].
- Сорока М. І. Екологічні передумови формування та диференціації рослинності Розточчя // Наук. вісн. НЛТУ Укр. 2012. Вип. 22.6. С. 8–13 [Soroka M. I. Ekolohichni peredumovy formuvannya ta dyferentsiatsiyi roslynnosti Roztochya (Ecological background of the Roztochia's vegetation formation and differentiation) (Экологические предпосылки формирования и дифференциации растительности Расточья) // Nauk. visn. NLTU Ukr. (Sci. Bull. Ukr. Nat. For. Univ.). 2012. Iss. 22.6. P. 8–13 (in Ukrainian with English and Russian abstract)].
- Стойко С. М., Жижин М. П., Кагало О. О. Флороценотична структура та охорона раритетних лісів Pineto-Fageta sylvaticae на північно-східній межі поширення // Укр. ботан. журн. 1990. Т. 47. № 3. С. 68–73 [Stoyko S. M., Zhyzhyn M. P., Kagalo O. O. Florotsenotychna struktura ta okhorona raryetnykh lisiv Pineto-Fageta sylvaticae na pivnichno-skhidnii mezhi poshyrennia (Florocenotic structure and protection of rare forests of Pineto-Fageta sylvaticae on the north-easter boundary of their distribution) (Флороценотическая структура и охрана раритетных лесов Pineto-Fageta sylvaticae на северо-восточной границе распространения) // Ukr. botan. zhurn. (Ukr. Bot. J.) 1990. V. 47. N. 3. P. 68–73 (in Ukrainian with English and Russian abstract)].
- Стойко С. М., Мілкіна Л. І., Яценко П. Т., Кагало О. О. Раритетні фітоценози західних регіонів України (Регіональна «Зелена книга»). Львів: Поллі, 1997. 190 с. [Stoyko S. M., Milkina L. I., Yashchenko P. T., Kagalo O. O. Raryetni fitotsenozy zakhidnykh rehioniv Ukrayiny (Rehionalna «Zelena knyha») (Rare phytocenoses of the Western regions of Ukraine (The Regional «Green Book»)). Lviv: Polli, 1997. 190 p. (in Ukrainian with English abstract)].
- Ткачик В. П. Рослинистість заповідника «Розточчя»: класифікація методом Браун-Бланке. Львів: Вид-во «НТШ», 1998. 198 с. [Tkachyk V. P. Roslynnist zapovidnyka «Roztochchya»: klasyfikatsiya metodom Braun-Blanke (Roztochia reserve vegetation: Brown-Blanke classification). Lviv: NTSh Publ., 1998. 198 p. (in Ukrainian)].
- Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с. [Tsyganov D. N. Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoyno-shirokolistvennykh lesov (Phytoindication of ecological regimes in the sub-zone of coniferous-deciduous forests). Moscow: Nauka, 1983. 197 p. (in Russian)].

ECOLOGICAL PECULIARITIES OF FOREST VEGETATION DISTRIBUTION AT THE UKRAINIAN RASTOCHYE

V. M. Skrobala

*Ukrainian National Forestry University
General Chuprinka str., 103, Lviv, 79057 Ukraine*

E-mail: skrobala@ukr.net, viktorskrobala@gmail.com

The article presents the results of studies of ecological peculiarities of distribution of forest vegetation of the Ukrainian Rastochye based on an analysis of the floristic composition of plant communities. The following methods were used: phytoindication of ecological regimes based on ecological scales of F. N. Tsyganov, data mining methods, multidimensional ordination of plant communities based on the Principle Component Analysis, Analysis of Variance, statistical processing of ecological parameters of forest vegetation ecotopes. The results of a phytoindicative assessment of the conditions of forest phytocoenosis habitats are presented, which representing 22 associations of the classes Vaccinio-Piceetea, Oxycocco-Sphagnetetea, Alnetea glutinosae and Querco-Fagetea, in nine parameters: Tm – thermal regime, Kn – continentality of climate, Om – climate humidity, Cr – cryo-climate, Hd – soil humidity, Tr – salt content, Rc – soil acidity, Nt – mineral nitrogen content, Lc – light-shading mode in plant community. The main regularity of the formation of ecotopes of forest vegetation of Ukrainian Rastochye consists in such a structure of interconnections between environmental parameters. The phytocenological space of the forest vegetation of Ukrainian Rastochye can be simplified in the form of an octagon, in the corners of which the associations are 8 located. Multidimensional ordination of forest vegetation of the Ukrainian Rastochye is characterized by the location of rare phytocenoses on the periphery of the ecological and phytocenological space. Practical significance. Patterns of the formation of forest vegetation allow solved the dynamics of vegetation cover, the relationships between different types of vegetation and environmental forecasting.

Keywords: *phytoindication, ecological scales, multidimensional ordination of vegetation, phytocenological space, ecological space, mathematical modeling.*

How to cite: *Skrobala V. M. Ecological peculiarities of forest vegetation distribution at the Ukrainian Rastochye // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2020. N 5. P. 55–65 (in Russian with English abstract and references).*