

УДК 630\*2

## ЧИ ВПЛИВАЮТЬ СТАДІЇ РОЗВИТКУ ПРИРОДНОГО ЛІСУ НА ТРАВ'ЯНИЙ ПОКРИВ?

Шебеста Я.<sup>1</sup>, Коларж Т.<sup>2</sup>

**Чи впливають стадії розвитку природного лісу на трав'яний покрив? – Я. Шебеста, Т. Коларж.** – У статті висвітлені результати експерименту по виявленню залежності видового складу підросту від стадій розвитку природного лісу. Подана детальна характеристика видового складу досліджуваних площ для різних стадій розвитку лісу. З'ясовано, які трав'янисті види відображають динаміку природного лісу.

**Ключові слова:** стадії і фази розвитку, фітоценоз, деревний ярус, проективне покриття, ССА аналіз, оптимум, Піп Іван Марамороський.

**Адреса:** 1 – Інститут лісівничої ботаніки, дендрології та геобіоценології, лісівничий та ліспромисловий факультет, вул. Земедельська 3, 61300, м. Брно

2 – Менделівський сільськогосподарський і лісівничий університет, вул. Земедельська 3, 61300, м. Брно

**Do the stages of natural forest development to grass cover? – J. Šebesta, T. Kolář.** – Results of the experiment to detect depending the species composition on stages of development of natural forest are elucidated in this paper. A detailed description of the species composition of the studied areas for different stages of forest development is given. It is found out that herbaceous species reflect the dynamics of natural forest.

**Keywords:** stages and phases of development, phytocenoses, tree tier, the projective cover, CCA analysis, optimum, Pip Ivan (Maramorosh mountains).

**Address:** 1 – Institute of the Forest Botany, Dendrology and geobiocenology, Faculty of Forest and Forest Industry, Zemědělská 3 Str., 613 00, Brno, Czech republic

2 – Mendel University of Agriculture and Forestry in Brno, Zemědělská 3 Str., 613 00, Brno, Czech republic

A detailed survey of natural forest in the East Carpathian Mts. (Carpathian Biosphere Reserve) was carried out in 1996–2006. Phytosociological reléves were recorded and forest developmental stages and phases were mapped. We tested the hypothesis that the conditions of the particular developmental stage determine certain plant species composition. We assumed that especially light conditions are directly influenced by the structure of forest layers, which is one of the characteristic attributes of the developmental stages and phases.

The hypothesis was verified for the 6<sup>th</sup> (beech-fir-spruce) forest altitudinal vegetation zone. By means of canonical correspondence analysis (CCA) and species fidelity, the strong relationship between species occurrence and the particular developmental stage was often found.

### Вступ

Концепцію стадій та фаз розвитку природного лісу ввели Leibundgut [7,8] та Корпеї [3–6], котрі у своїх працях розвивали її і в подальшому.

Корпеї [3] досліджував стадії та фази розвитку у Доброчкомому (Dobročském) пралісі. На основі своїх спостережень та праці Ляйбундгута він виділив три типові та основні стадії природного лісу: стадію росту, стадію оптимуму та стадію розпаду.

З визначень окремих стадій [5,6] видно, що окрім іншого їх еднають світлові стадії в підрості. Відомо, що світлові умови навколишнього середовища виступають важливим визначальним фактором, що зумовлює склад підросту. Отже, у наших дослідженнях ми поклали собі питання, чи можливо та доцільно співвідносити видовий склад підро-

сту з так званими стадіями розвитку природного лісу.

На взаємозалежність фітоценозу від стану деревного ярусу вказували багато авторів одразу після введення поняття «стадія та фаза природного лісу», наприклад Randušková [10], Průša [9]. Ujházy et al. [15] вказують на види, які в окремих стадіях зустрічаються найчастіше і віддають перевагу цим стадіям розвитку. На це вказує і той факт, що Zlatník [17] описав лісові типи відповідно до видового складу у стадії оптимуму, але навіть йому не під силу було описати лісові типи у всіх їх стадіях та фазах розвитку. Проте, він підкреслював, що повне пізнання окремих типів лісу можливе лише при тривалому їх спостереженні [16]. Цікаво, що пізніше Šamonil та Vrška [11] незалежно один від

одного порівнюють зміни видового складу фітоценозів залежно від впливу часових змін (дати картування), а саме, впливу стадій розвитку. Подібно до Ujházy et al. [15] вони також приходять до висновку, що трав'янисті види можуть надавати перевагу окремим стадіям розвитку, а від інших можуть навпаки ухилятися.

Korpeľ та Leibundgut вже представили концепцію для Карпатських природних лісів, інші згадані автори також працюють з природним підростом Карпатських лісів. Тому ми вважаємо цілком логічним порівняти отримані ними результати з нашими даними зі Східних Карпат. У цій статті ми обмежилися інформацією з області Попа Івана Марамороського, й то лише з шостого лісового смереково-ялиново-букового поясу рослинності (*Dentario glandulosae-Fagetum*), для якого, зокрема, була створена концепція Корпеля та Ляйбундгута. Суть проблеми, що розглядається нами, полягає у виявленні відповідних співвідношень між стадіями та фазами розвитку природного лісу та фітоценозом.

Представлена проблематика тісно пов'язана зі спостереженнями за динамікою розвитку екосистем на так званих ділянках професора А. Златніка, заснованих у тридцятих роках 20 століття у Східних Карпатах [18].

## Методика

### Розташування досліджуваних ділянок

Досліджувані ділянки знаходяться у нижній частині Білого потоку (Bílý potok) під горою Поп Іван Марамороський (1940 м над рівнем моря). Локалітет належить до Гуцульських Альп, які є частиною Східних Карпат. Він знаходиться у Рахівському районі недалеко румунсько-українського кордону. Професор А. Златнік [18] у цьому районі закартував та опублікував праці з чотирьох досліджених ділянок – 11, 12, 13 та 14. У статті використовуються дані з усіх цих площин. Опис та основи картографічних досліджень можна знайти у праці Kolář та Šebesta [2].

### Збір та обробка фітоценологічних описів

Під час дослідження залежності рослинності ми виходили з розташування даних площ та їх первинного розчленування, як було запропоновано Златніком. На досліджуваних площах було розміщено сітку так званих детальних ділянок, на кожній з яких було зроблено фітоценологічні описи на площах розміром 10×10 м, використовуючи шкалу рясності та домінування Браун-Бланке (Braun-Blanquet). В рамках проведення повторних комплексних досліджень впродовж 1996 – 2007 років на згаданих детальних ділянках було виконано повторні фітоценологічні описи [12]. На чотирьох площах загальною площею 24,7 га знаходиться 151 детальних ділянок (тут було зареєстровано 178 видів вищих рослин).

Для обробки даних було використано програму Turboveg для Windows [1]. Для градієнтного аналі-

зу була застосована програма CANOCO для Windows 4.5 [13]. Було розраховано частоту трапляння видів, відповідно до їх наявності у стадіях. Також обраховували ступінь свободи (вагу видів у даній групі описів), яку вираховували через стандартизований коефіцієнт Phi ( $\Phi$ ) [14].

Для загальної класифікації та перевірки на класифікаційних діаграмах був застосований аналіз відповідностей з віддаленим трендом (DCA). DCA був застосований тому, що він є відносно ясний, тобто забезпечує добре уявлення про структуру нашої вибірки, та дозволяє також встановити протяжність градієнту. Канонічний аналіз (CCA) був використаний для виявлення впливу характеристик середовища (стадій) на варіабельність даних.

### Картування стадій та фаз

На всій території закартували стадії та фази циклів розвитку лісу. Виділені межі окремих стадій та фаз у польових умовах були нанесені на карти зі шкалою. Точне картування за допомогою інтерполяції було забезпечено завдяки густій сітці геобіоценологічних ділянок. Картувалися ділянки площею мінімум 0,02 га. Під час картування стадій та фаз розвитку природного лісу Vrška (усне повідомлення) застосовував концепцію, яка була орієнтована на праці Korpeľ [5,6]. Для об'єктивності та достовірності ми не опрацьовували занадто дрібні фази, а лише визначали стан рослинності відповідно до стадій. На графіках стадії зображено скороченнями: G = стадія росту (growth), O = стадія оптимуму (optimum) (згідно з деякими авторами стадія зрілості), D = стадія розпаду (disintegration).

## Результати досліджень

Виявилось, що види звичайно не досягають у приналежності до стадій статистично достовірних значень. У всякому разі гадаємо, що трав'янисті види віддають перевагу стадіям розвитку. Тому було вибрано шлях подвійної перевірки. Спершу була умовно встановлена величина  $\Phi > 100$  кратна 1000) для видів, котрі мають високу частоту. Далі було визначено близькість (кореляцію) видів до стадій в ССА аналізі. Якщо вид досягає величини  $\Phi > 100$ , то він вважається частим та в ССА аналізі є з даною стадією скорельований, такий вид позначали як *типовий вид*. Як *частий вид* позначали вид, котрий згідно ССА корелює зі стадією, досягає позитивних величин  $\Phi > 100$  а також зустрічається дуже часто. Як *відсутній вид* в тексті називається вид, котрий досягає високих негативних величин  $\Phi$  у відповідній стадії, дуже часто зустрічається в решті стадій та також негативно корелює з відповідною стадією. Належність видів до стадій зображено на рис. 1.

Важливими являються підсумки ССА аналізу. Було перевірено також вплив висоти над рівнем моря та її вплив на варіабельність даних. Висота над рівнем моря виявилася важливим параметром, що пояснює варіабельність 7,4 %. У випадку пере-

вірки окремих стадій розвитку як пояснюючих характеристик, загальна варіабельність видів складає 8,0 %. Стадія розпаду характеризується варіабельністю 5,1 %, стадія розвитку - 3,9 %, стадія оптимуму - 3,1 %. Встановлені долі параметрів для варіабельності видового складу достовірні на рівні значимості  $p < 0,01$ .

Для стадії росту типовими є такі види, як *Luzula sylvatica*, *Oxalis acetosella*, *Luzula luzuloides*, *Calamagrostis arundinacea*. Часто представлені види *Gymnocarpium dryopteris*, *Epilobium angustifolium*, *Rubus idaeus*, *Salvia glutinosa*, *Geranium robertianum*, *Paris quadrifolia*, *Mercurialis perennis*. У стадіях росту відсутні види *Galeopsis speciosa*, *Galeobdolon luteum*, *Symphytum cordatum*, *Stellaria nemorum*, *Galium odoratum*, *Polystichum aculeatum*, *Urtica dioica*, *Impatiens noli-tangere*. І та ІІ деревні яруси не перевищують разом покриття 40 %.

Стадія оптимуму характеризується високим покриттям основних І та ІІ ярусів, і, навпаки, підріст складає до 10 %. Низьким покриттям (до 50 %) є типовим для синузії трав'яних видів. У трав'яному ярусі типовими є *Galeopsis speciosa*, *Galeobdolon luteum*, *Athyrium filix-femina*, *Symphytum cordatum*, часто трапляються *Impatiens noli-tangere*, *Stachys sylvatica*. Навпаки відсутні *Luzula sylvatica*, *Epilobium angustifolium*, *Luzula luzuloides*, *Calamagrostis arundinacea*, *Galium odoratum*.

Для стадії розпаду типовими являються види *Stellaria nemorum*, *Galium odoratum*, *Dryopteris dilatata*, *Galeopsis speciosa*, *Symphytum cordatum*. Часто зустрічаються *Epilobium montanum*, *Impatiens noli-tangere*, *Festuca altissima* та *Petasites albus*. Відсутні *Luzula sylvatica*, *Epilobium angustifolium*, *Calamagrostis arundinacea*, *Athyrium filix-femina*, *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*, деревний підріст не досягає 10 % покриття.

У стадії росту було виявлено 86, у стадії оптимуму 44, а у стадії розпаду 58 видів.

## Обговорення

Із ССА аналізу загальної вибірки впливає, що висота над рівнем моря більше впливає на варіабельність даних, ніж відношення видів до стадій. Результат схожий з висновками, встановленими Ujházy et al. [15]. Цілком імовірно, що не тільки лісові стадії рослинності, але і групи лісових типів могли б виступати як важлива характеристика, котра відображає мінливість видового складу. Це припущення добре було б перевірити подальшими дослідженнями.

Із результатів впливає, що стадія оптимуму у циклі розвитку гірше відокремлена, ніж стадії росту та розпаду; як у обох досліджених стадіях рослинності, так і у випадку аналізу загальної вибірки даних. Стадію оптимуму завжди важко виділити через низький рівень варіювання, до того ж у кла-

сифікаційних діаграмах найближче до стадії оптимуму звичайно знаходяться види з невисоким траплянням. Це відповідає висновкам Šamonil, Vrška [11] та Ujházy et al. [15]. Звідси впливає необхідність більш детального картування стадії оптимуму і чіткішого його визначення.

Одержані дані Šamonil, Vrška [11] та Ujházy et al. [15] про те, що в стадії розпаду зростає проєктивне покриття нітрофільних та геліофільних видів (згадані *Senecio nemorensis*, *Rubus idaeus*) частково підтвердилися. Згідно наших даних у стадії розпаду зростають ті невитривалі види (*Galium odoratum*, *Dryopteris dilatata*, *Stellaria nemorum*, *Symphytum cordatum*).

Ujházy et al. [15] звертають увагу на проєктивне покриття деревних ярусів та загальне покриття трав'яного ярусу, що також згідно і з нашими висновками є одним із найважливіших факторів у визначенні стадії. Всупереч Ujházy et al. [15] та Šamonil, Vrška [11] ми знайшли між стадіями відмінність у видовому складі. Найнижчу видову різноманітність виявляє стадія оптимуму. Найвищу видову різноманітність виявляє стадія росту.

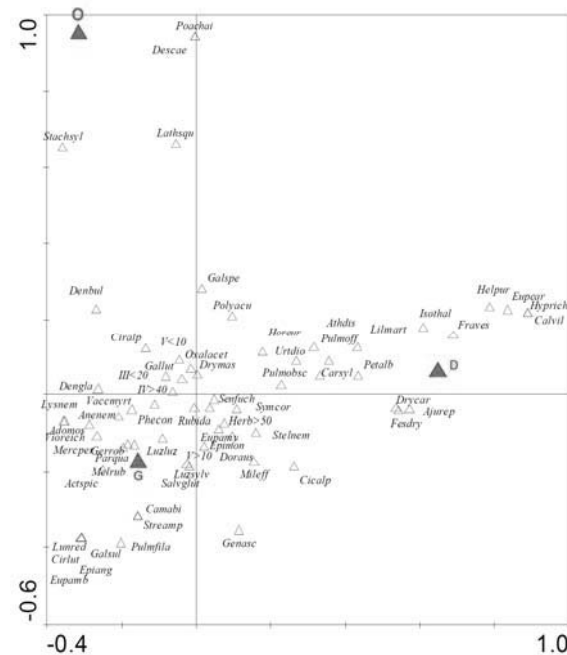


Рис. 1. Видовий склад у розрізі стадій розвитку: G – стадія росту, O – стадія оптимуму, D – стадія розпаду.

Graph CCA, species composition explained by developmental stages. G = stage of growth, O = stage of optimum, D = stage of disintegration.

У порівнянні з працями Šamonil, Vrška [11] і Ujházy et al. [15] ми встановили кілька видів, котрі переважають в окремих стадіях. Напр., в стадії росту – *Rubus hirtus*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*. Перевагу стадії оптимуму віддають *Galeopsis speciosa* та *Actaea spicata*, а стадії розпаду – *Ajuga reptans*, *Senecio nemorensis*. Також зустрічаються багато видів, котрі у різних стадіях мають різну поведінку. Порівняння висно-

вків Šamonil, Vrška [11] i Ujházy et al. [15] вказує на їх часте неспівпадіння. Було б корисно перевірити поведінку видів відносно стадій розвитку на більшій кількості даних з більшої області Східних Карпат. Можливо також, що різні види мають відмінну поведінку і в різних ареалах свого поширення. Цим самим використання видів підросту стосовно стадій розвитку було б локально обмеженим. Підсумки нашого та порівнюваних досліджень у всякому разі підтверджують важливість використання видового складу фітоценозів стосовно стадій, також підтверджено, що трав'янисті види відображають динаміку природного лісу. Результати являються також важливою частиною мозаїки, котру ми складаємо при вивченні природного лісу Східних Карпат.

джен у всякому разі підтверджують важливість використання видового складу фітоценозів стосовно стадій, також підтверджено, що трав'янисті види відображають динаміку природного лісу. Результати являються також важливою частиною мозаїки, котру ми складаємо при вивченні природного лісу Східних Карпат.

1. Hennekens S. M., Schamineé J. H. J., 2001: TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data In *Journal of Vegetation Science* 12: 589-591, 2001.
2. Kolář T., Šebesta J. 2007. Typologické zařazení výzkumných ploch prof. A. Zlatníka v pohoří Pop Ivan Maramurešský. In *Problematika lesnické typologie - IX, Sborník referátů*. Neuhöferová P. (ed.) KDŠLD FLE v Praze 2007. s. 125-126. ISBN 978-80-213-1618-8.
3. Korpeľ Š. 1967. Dobročský prales, jeho štruktúra, vývoj a produkčné pomery. In *Československá ochrana přírody – sborník 5 Slovenského ústavu pamiatkovej starostlivosti a ochrany prírody v Bratislave*, s. 321 – 355.
4. Korpeľ Š. 1971. Výstavba, vývojové štádiá a produkčné pomery bukových pralesov na Vihorlate. In *Československá ochrana přírody, zborník č. 11*, s. 101 – 127.
5. Korpeľ Š. 1989: *Pralesy Slovenska*, VEDA, Bratislava, 332 s.
6. Korpeľ Š. 1995: *Die Urwälder der Westkarpaten*. Fischer Verlag, Stuttgart-Jena-New York, 310 pp.
7. Leibundgut H. 1959. Über Zweck und Methodik der Struktur- und Zuwachsanalyse von Urwäldern. – *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 110: 111–124.
8. Leibundgut H., 1982. *Europäische Urwälder der Bergstufe*, Haupt, Bern.
9. Průša E. 1999. Sledování vývoje pralesovitých porostů v České republice In T. Kučera & L. Kirschnerová (eds.) *Změny rostlinstva a jejich sledování. Zprávy České botanické společnosti, Materiály* 17. p. 55 – 68.
10. Randuškova L. 1962. Zistenie závislosti medzi vývojovými fázami pralesa a typmi základných fytoocenóz v Dobročském pralesi. 55 s. Diplomová práce depon in TU Zvolen.
11. Šamonil P., Vrška T. 2007. Trends and cyclical changes in natural fir-beech forests at the north-western edge of the Carpathians. In *Folia Geobotanica* 42: 337-361.
12. Šebesta J., Kolář T.: Dynamics of Herb Layer in Zlatník's Permanent Plot in East Carpathian Mts. In *Topical problems of studying of Ukrainian Carpathians plant cover. Proceedings of the International Regional Scientific Conference, Uzhorod* 4.-6.10.2007, p. 102-105.
13. ter Braak C, J. F. And Šmilauer P. 2002. *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. Ithaca, NY, USA, 500 pp.
14. Tichý L. & Chytrý M. 2006: Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size. *J. Veg. Sci.* 17: 809-818.
15. Ujházy K., Križová E., Vančo M., Freňáková E. and Ondruš M. 2005. Herb layer dynamics of primeval fir-beech forests in central Slovakia. In: *Commarmot B., Hamor F. D. (eds.): Natural Forests in the Temperate Zone of Europe – Values and Utilisation. Conference 13-17 October 2003, Mukachevo, Ukraine. Proceedings. Rakhiv, Carpathian Biosphere Reserve*. p. 193 – 202.
16. Zlatník A. 1961. Treba vytvorit' celoštátnu sieť lesných rezervácií. *Medzinárodná konferencia o ochrane prírody, Osveta, Martin*, s. 111 – 117.
17. Zlatník A. 1976. *Lesnická fytoecologie*. SZN Praha, 495 s.
18. Zlatník A. a kol. 1938. Prozkum přirozených lesů na Podkarpatské Rusi. In *Sborník výzkumných ústavů zemědělských ČSR, Ministerstvo zemědělství republiky československé, Praha Sv. 152*. 244 s.

Отримано: 8 липня 2014 р.

Прийнято до друку: 9 вересня 2014 р.