
BIOGEOCENOLOGY, GEOBOTANY AND PHYTOCENOLOGY



T. V. Parpan 

Cand. Sci. (Biol.), Sen. Res.

UDK 581.524.3

*Ukrainian Research Institute of Mountain Forestry,
Hrushevskoho str., 31, Ivano-Frankivsk, Ukraine, 76018*

CENOPOPULATION STRUCTURE OF CLIMAX FOREST STANDS OF FORMATION OF BEECH FORESTS IN UKRAINIAN CARPATHIANS

Abstract. Logging in the mountainous conditions of the Carpathians has transformed the forest cover into a continuous succession system. Climax exemplary communities which are subject to protection and research according to the position of structure and dynamics on the population methodological basis, to have survived on an insignificant area in the reserves and protective categories of forests. The cenopopulation paradigm considers the edificator species (spruce, fir, beech, pine) as a system of interacting geographic, food and elementary populations.


The structure of climax uneven-aged coenopopulations of formation of the beech forest is considered as natural climax cenoses that have arisen as a result of endo- or exogenous successions due to climatic and edaphic conditions. Their dynamic equilibrium is supported by the variability of the spatial mosaic structure through the age-old turnover of generations.

The distribution of trees by diameter in climax forest stands is characterized by three types: reverse s-shaped, j-shaped and bell-shaped with right-sided asymmetry. The inverse s-type distribution type is the main one and occupies 77 % of trial plots. The types of reverse j-shaped and bell-shaped with right-side asymmetry are encountered respectively in 2 and 21 % of the trial plots.

Vertical stratification in climax beech cenoses distinguishes four functional tiers-horizons, or spatial ecological niches. There is a possibility to forecast the directions of successions by species composition in tiers. In mixed dark-coniferous-beech stands, the beech occupies a dominant position, and fir, and especially spruce, a regressive position.

The age structure of climax forest stands is presented to 6 age groups: pre-generative - juvenile and imature and virginal; generative – young, middle-aged, ripe and old (overmature). According to number of climax coniferous/beech and beech stands the full-member beech cenopopulations predominate. The age spectra of fir and spruce, maple-sycamore, ash, and elm are usually unequal, or fragmentary. On average, one hectare in climax coniferous/beech and beech stands include 174–235 individuals of generative generation – 42–52 – fir, 5–16 – spruce, 5–10 – maple-sycamore and ash tree. The timber stock in half (50–60 %) is concentrated in overmature and 25 % in mature age condition. Introduction of the population paradigm in forest synecology discover a new opportunity to divide the stand of the age generation and treat them as old-growth forests and virgin forests which form a set of key species of cenopopulations, and also determine the direction of succession.

Key words: *cenopopulation, structure, climax, formation, European beech.*

 Tel.: +38050-690-08-13. E-mail: tarasparpan@gmail.com

DOI: 10.15421/031704

УДК 581.524.3

Т. В. Парпан

канд. биол. наук, ст. науч. сотр.

*Український науково-дослідницький інститут гірського лісового господарства
ім. П. С. Пастернака, вул. Грушевського, 31, м. Івано-Франківськ, Україна, 76018,
тел.: +38050-690-08-13, e-mail: tarasparpan@gmail.com*

ЦЕНОПОПУЛЯЦІОННА СТРУКТУРА КЛІМАКСОВИХ ДРЕВОСТОЯВ ФОРМАЦІЇ БУКОВИХ ЛІСІВ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Анотація. Лісосічне господарство в гірських умовах Карпат перетворило лісовий покрив в суцільну сукцесійну систему. На незначній площі в заповідниках і захисних категоріях лісів збереглися клімаксові еталонні ценози, які підлягають охороні і дослідженню з позиції структури і динаміки на популяційній методологічній основі. Ценопопуляційна парадигма розглядає едифікаторні види (*Picea abies*, *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Pinus silvestris*) як систему взаємодіючих географічних, едафічних і елементарних популяцій.

Структура клімаксових різновікових ценопопуляцій формації букових лісів розглядається як природні клімаксові ценози, які виникли в результаті ендо-, екзогенних сукцесій, обумовлених кліматичними і едафічними умовами, а їх динамічне рівноважє підтримується змінністю мозаїчної просторової структури з-за вікового обороту поколінь.

В клімаксових деревостаях розподіл дерев за діаметром характеризується трьома типами: зворотним s-образним, j-образним і колоколообразним з правосторонньою асиметрією. Зворотний s-образний тип розподілу є основним для 77 %, а зворотний j-образний і колоколообразний з правосторонньою асиметрією зустрічаються відповідно на 2 і 21 % досліджуваних пробних площах.

В вертикальній стратифікації в букових клімаксових ценозах виділяються чотири функціональні яруса-горизонти, або просторові екологічні ніші. За видовим складом в ярусах прогноуються напрями сукцесій. В змішаних темно-хвойно-букових деревостаях бук займає домінуюче, а пихта і особливо ель – регресивне положення.

Вікова структура клімаксових деревостаяв представлена 6 віковими групами: догенеративної – ювенільно-іматурної і віргінійської; генеративної – молодий, середньовікової, спелой і старий (перестійної). За кількості в клімаксових хвойно-букових і букових деревостаях домінує повноцінна ценопопуляція бука. Вікові спектри пихти і ели, клена-явора, ясеня, ільма, як правило, неповноцінні, або фрагментарні. В середньому на одному гектарі в клімаксових хвойно-букових і букових деревостаях на генеративному поколінні бука приходиться 174–235 особей, 42–52 – пихти, 5–16 – ели, 5–10 – клена-явора і ясеня звичайного. Запас деревини наполовину (50–60 %) сконцентровано в перестійному і на 25 % – в спелому віковому періоді. Введення популяційної парадигми в лісову синекологію відкриває нову можливість диференціювати деревостай за віковими поколіннями і трактувати їх як старовікові і дев'яні ліси, формуючі сукупність ценопопуляцій ключових видів і визначаючих напрями сукцесії.

Ключові слова: ценопопуляція, структура, клімакс, формація, бук європейський.

УДК 581.524.3

Т. В. Парпан

канд. біол. наук, ст. наук. співр.

*Український науково-дослідницький інститут гірського лісівництва
ім. П. С. Пастернака, вул. Грушевського, 31, м. Івано-Франківськ, Україна, 76018,
тел.: +38050-690-08-13, e-mail: tarasparpan@gmail.com*

ЦЕНОПОПУЛЯЦІОННА СТРУКТУРА КЛІМАКСОВИХ ДЕРЕВОСТАНІВ ФОРМАЦІЇ БУКОВИХ ЛІСІВ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Анотація. Лісосічне господарство в гірських умовах Карпат перетворило лісовий покрив в суцільну сукцесійну систему. На незначній площі в заповідниках і захисних категоріях лісів збереглися клімаксові еталонні ценози, які підлягають охороні і дослідженню з позиції структури і динаміки на популяційній методологічній основі. Ценопопуляційна парадигма

розглядає едифікаторні види (*Picea abies*, *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Pinus silvestris*) як систему взаємодіючих географічних, едафічних та елементарних популяцій.

Структура клімаксових різновікових ценопопуляцій формації букових лісів розглядається як природні клімаксові ценози, які виникли в результаті ендо-, екзогенних сукцесій, обумовлених кліматичними і едафічними умовами, а їх динамічна рівновага підтримується мінливістю просторової мозаїчної структури через віковий оборот поколінь.

У клімаксових деревостанах розподіл дерев за діаметрами характеризується трьома типами розподілу: оберненим s-подібним, j-подібним та дзвоноподібним з правобічною асиметрією. Обернений s-подібний тип розподілу є основним і трапляється на 77 % пробних площ. Обернений j-подібний та дзвоноподібний з правобічною асиметрією зустрічаються відповідно на 2 і 21 % дослідних ділянок.

У вертикальній стратифікації букових клімаксових ценозів виділяються чотири функціональних яруси-горизонти, або вертикальні просторові екологічні ніші. За видовим складом у ярусах можна прогнозувати напрямки сукцесій. У мішаних темно-хвойно-букових деревостанах бук займає домінуюче, а ялиця і особливо ялина регресивне положення.

Вікова структура клімаксових деревостанів представлена 6 віковими групами: догенеративною – ювенільно-іматурною та віргінільною; генеративною – молодією, середньовіковою, стиглою і старою (перестійною). За чисельністю в клімаксових хвойно-букових і букових деревостанах домінує повночленна ценопопуляція бука. Вікові спектри ялиці і смереки (ялина), клена-явора, ясеня, ільма, як правило, неповночленні, або фрагментарні. У середньому на одному гектарі у клімаксових хвойно-букових і букових деревостанів на генеративне покоління бука припадає 174–235 особин, 42–52 – ялиці, 5–16 – смереки, 5–10 – клена-явора і ясеня звичайного. Запас деревини наполовину (50–60 %) зосереджений у перестійному і на 25 % – у стиглому віковому періоді. Упровадження популяційної парадигми в лісову синекологію відкриває нову можливість членувати деревостани на вікові покоління і трактувати їх як старовікові ліси і праліси, що формують сукупність ценопопуляцій ключових видів і визначають напрямки сукцесій.

Ключові слова: ценопопуляція, структура, клімакс, формація, бук європейський.

ВСТУП

Використання лісів Українських Карпат лісосічним господарством перетворило лісовий покрив у суцільну сукцесійну систему. Сучасний розподіл лісів за віковими групами такий: на молодняки припадає 17,8 % площі гірських лісів, середньовікові – 46,2, пристигаючі – 14,1, стиглі – 14,9, перестиглі – 6,9 %. У лісовому покриві за віковою структурою виділяються умовно одновікові, умовно різновікові і різновікові деревостани (Markiv, 1982; Markiv, Pitikin, 1986; Tsarik, 1991; Tsurik, 1974). Для розробки екологічних методів охорони, раціонального використання лісів, планування переформування деревостанів за структурою, наближеною до природних дендроценозів (Cherniavskiy et al., 2011; Krynitskiy, 2012), суттєвий вклад може внести популяційна біологія рослин, яка за функціональною організацією ценозів розглядається як система взаємодіючих популяцій (Parpan V. et al., 2012; Sannikov, Parpan V., 1990; Zlobin, 1989; Vorobev, 1953; Vostochnoevropeyskie lesa., 2004). Необхідно розвивати теоретичне уявлення про принципи організації клімаксових деревостанів як еталонних ценозів, зіставляти клімаксові і сукцесійні екосистеми, що дозволяє оцінити сукцесійний статус деревостанів (Smirnova et al., 1987, 1989; Smirnova, 1998; Bugmann, 2006; Clements, 1916, 1936), стратегічно визначити основи відновлення функціональної суті карпатських лісів (Holubets, 2016).

Наукові дані з сукцесій і клімаксу деревостанів Карпат відносно фрагментарні (Chistjakova, Parpan V., 1991; Parpan V., Chistjakova, 1990; Parpan V., 1994; Parpan V., Stoiko, 1999; Sannikov, Parpan V., 1990; Smirnova, 2004). Наукові публікації відносяться до ресурсних лісівничо-таксаційних (Markiv, 1982; Markiv, Pitikin, 1986; Molotkova, 1968; Parpan V., Markiv, 1982; Parpan V., Pitikin, 1982). Ценопопуляційний підхід розглядається в наукових публікаціях рідко (Chernevyi, 2016; Svarnik, 1988; Tsarik, 1991; Tretiak, Chernivy, 2015; Parpan V., 1994; Parpan T., 2004; Sannikov et al.,

2011; Sannikov et al., 2012; Vostochnoevropeyskie lesa., 2004; Parpan V. et al., 2009). Використання популяційної парадигми в лісовій екології дозволяє зробити новий крок у розвитку теоретичних уявлень про клімакс і сукцесії, розкрити теоретичні аспекти лісових сукцесій, їх використання для побудови математично-екологічних моделей (Borpan, Likens 1979; Bugmann, 2006; Parpan T., 2006; Parpan V. et al., 2009; Tansley, 1935; Cleason, 1927; Korpel, 1989; Clements, 1936), методів охорони, використання та ін. З позицій популяційної біології клімакс лісових ценозів – це відносно стабільний стан рослинності, який виник в результаті екзо- і ендегенних сукцесій, обумовлений кліматичними і едафічними умовами (Clements, 1936), а підтримання динамічної рівноваги реалізується в результаті поступового обороту поколінь дендроценопопуляцій (Sannikov, Parpan V., 1990; Vostochnoevropeyskie lesa., 2004). За таких умов популяційну біологію деревних рослин розуміють як науку про взаємозв'язки генетичних, екологічних і географічних закономірностей структури, функцій, динаміки і мікроеволюцій популяцій (Uranov, 1975; Vostochnoevropeyskie lesa., 2004; Sannikov et al., 2011; Zaugolnova, 1988). Популяційна парадигма розглядається у двох аспектах – популяційно-генетичному і ценопопуляційному (Malynovskyi, 1986; Tsarik, 1991; Zlobin, 1989) і характеризується відносною однорідністю генофонду і фенотипічних характеристик, а основою такого підходу є теорія онтогенезу виду з поділом на періоди і вікові стани (Rabotnov, 1964; Uranov, 1975; Sannikov et al., 2012).

Незважаючи на таку очевидність проблеми, засади популяційної парадигми у сучасному лісознавстві і лісівництві практично не враховуються через відсутність визначеності базових популяційних понять щодо об'єкту, завдання, методів досліджень онтогенезу деревних видів та сукцесійний статус деревної рослинності, їх дендрометричну структуру і просторову організацію та ін.

Метою даної роботи було показати на основі власних досліджень ценопопуляційну структуру та організацію клімаксових деревостанів, їх вікову, розмірну за діаметром, висотно-ярусну структуру, особливості їх стабільності у формації букових лісів Карпат.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Тракування формації і субформації прийнято за М. А. Голубцем (Holubets, 2007), тип лісу і тип деревостану – за Д. В. Воробйовим (Vorobev, 1953), які детально охарактеризовані в спеціальних публікаціях (Belgard, 1971; Herushynskyi, 1996; Parpan V., 1996; Parpan T., Hudyma, 2015; Parpan V. et al., 2016).

Вивчення ценопопуляційної структури деревних видів у формації букових лісів проводилось на дослідних ділянках, які підбиралися в межах типів лісу в природних клімаксових деревостанах (у заповідниках, протиерозійних і водоохоронних лісах). Розмір пробних площ становив 1,0 га, а загальна кількість 53 шт. Закладка тривала майже 10 років (1987–1997 рр.). Проби закладалися під керівництвом проф. Парпана В. І. і таксатора канд. сільгосп. наук Г. М. Маковського. У різні періоди брали участь працівники лабораторії лісознавства і лісівництва (інж. М. Макогон, Т. Шпільчак, Т. Парпан, В. Дробко, В. Косолапов), допомогу надавали і працівники лісництв, за що виражаю вдячність. Пробні площі передано мені (Т. Парпану) у користування з метою проведення ценопопуляційного аналізу.

Вивчення основних дендрометричних параметрів структури проводилося на пробах за прийнятими в таксації методами (Anuchin, 1969; Tsurik, 1974) та за модельними деревами, які вибирали в межах дослідних ділянок і за їх межами при суцільному переліку з урахуванням ступінчатого представництва. У моделях (у кількості 640 шт.) визначали календарний і біологічний вік дерева, висоту, діаметр, санітарний стан. За календарним і біологічним віком охарактеризована вікова структура ценозів з використанням модельних дерев, розмірна структура за діаметром і вертикальна структура за даними переліку і модельних дерев.

Кореляційні зв'язки між віком, діаметром і висотою дерев бука вказують на рівень достовірності аналізованих дослідних даних і дозволяють їх генералізувати. Розмірну будову клімаксових за діаметром деревостанів розраховано апробованими методами (Tsurik, 1974). Для апроксимації кривих розподілів рангів діаметрів букових деревостанів використано функції експоненціального розподілу, три- та семипараметричної функції розподілу Вейбулла. Кореляційні зв'язки і кореляційне відношення між діаметром і віком бука тісні ($r = 0,77 \pm 0,02 - 0,87 \pm 0,02$ $h = 0,75 \pm 0,15 - 0,87 \pm 0,02$).

Вікова структура ценопопуляції бука оцінювалась через стадії і етапи онтогенезу біологічного віку бука європейського та розподілом на 40-річні лісівничо-таксаційні класові інтервали (табл. 1).

Таблиця 1

Ступені діаметрів, вікових груп ценопопуляції бука в клімаксових деревостанах (за модельними деревами)					
Вікова група, роки	Ступінь діаметрів, см	Кількість моделей	Статистичні показники		
			середній вік $M \pm m$	σ	C, %
41–80	6–12	63	76,1 \pm 3,0	23,9	31,0
81–120	16–28	154	106,7 \pm 2,8	34,3	32,0
121–160	32–44	177	144,1 \pm 2,7	35,3	24,0
161–200	48–60	137	180,9 \pm 3,1	36,4	20,0
201–360	64–112	109	214,9 \pm 6,3	45,9	12,0

При виділенні вікових стадій і етапів в онтогенезі бука використана його періодизація, запропонована для деревних видів (Vostochnoevropskie lesa., 2004; Zaugolnova, 1968; Zaugolnova, 1998; Chistjakova, Parpan V., 1991; Korchagin, 1964; Parpan V., Chistjakova, 1990; Parpan V., 1994). Прийнято шість вікових груп, які за абсолютним віком більш-менш відповідають онтогенетичним віковим групам ценопопуляції бука (табл. 2).

Таблиця 2

Онтогенетичні вікові групи, інтервали віку і діаметру ценопопуляції бука в клімаксових деревостанах		
Вікова група	Інтервал віку, роки	Інтервал діаметра, см
1. Ювенільно-імагурно-віргінільна (jmv)	40	1–6
2. Віргінільно-генеративна (vg1)	41–80	6–12
3. Молода генеративна (g1)	81–120	12/16–24/28
4. Середньовікова генеративна (g2)	121–160	28/32–40/44
5. Середньовікова і стара генеративна (g2g3)	160–200	44/48–56/60
6. Стара генеративна (g3s)	201–360	60/64–96/112

У вертикальній стратифікації букових клімаксових ценозів виділено чотири яруси-горизонти, три в деревному ярусі, а четвертий відноситься до підросту. Їх виділення проводиться на основі дендрометричних показників та комплексу біометричних даних. Найменування «ярус-горизонт» прийнято тому, що в букових клімаксових ценозах виділити ярус в чистому виді, через поступовий перехід вростання одного ярусу в інший, складно (табл. 3).

Розподіл на яруси базується на закономірностях будови одновікових деревостанів та зв'язку діаметра дерев з їх висотою (Вісун, 1965). Статистично достовірний зв'язок діаметра і висоти дав можливість характеризувати яруси в межах груп ступеней діаметру та використати такий підхід при ценопопуляційному аналізі деревостанів. Хорологічна структура клімаксових деревостанів буде наведена в

спеціальній публікації. У даній роботі за викладеними методичними принципами проведено аналіз структури на всіх дослідних ділянках формації букових лісів.

Таблиця 3

Модальні яруси і діапазони коливання висоти дерев бука в ярусах-горизонтах букових клімаксових деревостанів

Індекс типу лісу	Ярус-горизонт	Модальна висота ярусу, м	Діапазон коливання висоти, м	Коефіцієнт мінливості (С, %)
С ₃ -яляцБк	1	25–36	20,9–39,0	11,7
	2	17–24	13,0–31,0	16,2
	3	7–16	7,0–21,0	28,8
С ₃ -яцБк	1	23–34	19,0–37,0	14,6
	2	15–22	9,5–27,0	22,0
	3	8–16	8,2–20,5	22,3
D ₃ -Бк	1	26–37	16,5–42,0	18,2
	2	2517–25	9,0–34,3	24,9
	3	8–16	12,3–15,0	23,2

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Синтаксономічні одиниці лісівничо-екологічної класифікації включають два важливих таксони – лісову субформацію і формацію (Holubets, 2007). Лісова субформація об'єднує корінні типи лісу й типи лісорослинних умов, які характеризуються однаковим складом домінантів едифікаторної синузії. Наприклад, у поясі букових лісів Українських Карпат виділяється субформація чистих букових лісів, смереково-ялицево-букових, ялицево-букових лісів та ін. Лісова формація – це об'єднання монодомінантних та багатодомінантних кліматично, географічно чи історично (ареалогенно) зумовлених субформацій якогось одного домінанта деревного ярусу (едифікаторної синузії), наприклад формація бука європейського.

Таким чином, якщо на рівні типу лісорослинних умов провідна роль у формуванні корінних типів деревостану і типів лісу належить ґрунтово-гідрологічним чинникам в однакових кліматичних умовах, то на рівні формації кліматичний фактор набирає провідного значення.

Букові ліси (*Fageta sylvatica*) в Українських Карпатах формують окремий пояс рослинності, який на південно-західному мегасхилі (Закарпаття) поширений у межах 400–1280 (1340) м н. р. м., а на північно-західному макросхилі – 450–800 м н. р. м. Вегетаційний рослинний пояс букових лісів сформований в умовах помірної (сума активних температур 2200°–2400°) і прохолодної (сума активних температур 1800°–2200°) кліматичних зон. В оптимальних кліматичних умовах бук формує клімаксові угруповання. Із заходу на схід збільшується масивність і висота гірських хребтів і адекватно піднімається верхня межа букових клімаксових ценозів (Stojko, 1993).

Пробні площі охоплюють в основному дві висотні рослинні смуги – букових лісів (Угольсько-Широколужанського заповідного масиву), ялицево-букових (захисних лісів Манявського лісництва) і ялиново-ялицево-букових лісів (Колочавського лісництва ПНП «Синевір»).

Розмірна структура деревостанів бука і супутніх видів у букових клімаксових деревостанах свідчить, що діаметри дерев віргінільно-генеративного покоління бука коливаються в широкому діапазоні (8–144 см). Середньозважений коефіцієнт їх зміни у хвойно-букових клімаксових деревостанах становить 68,5±3,8 – 78,4±2,51, у монодомінантних бучинах – 76,1±3,7 – 90,3±2,61.

Взаємозв'язки коефіцієнта мінливості середнього діаметру з асиметрією розподілу дерев за діаметром мають високий рівень зв'язку (0,72 ± 0,05). Особини віргінільно-генеративної частини популяції за діаметром формують три спектри розподілу – обернений s-подібний, обернений j-подібний і дзвоноподібний з

правобічною асиметрією з відповідними групами коефіцієнта мінливості. Із аналізованих деревостанів тільки 2 % мають обернений j-подібний розподіл, 21 % – дзвоноподібний з правобічною асиметрією і 77 % – обернений s-подібний розподіл, що свідчить про їх складну розмірну будову.

Вертикальна структура клімаксових деревостанів є різноманітною, що обумовлено особливостями режиму освітлення в наметі, розміщенням дерев, внутрішньовидовою і міжвидовою фітоценотичною взаємодією. Коефіцієнти варіювання висоти дерев коливаються в цілому для деревного намету в межах 12–29 % (див. табл. 3). Мінливість у межах ярусів згладжується. У першому ярусі вона близька до показника умовно одновікових дерев (12–18 %). У другому і третьому ярусах, внаслідок мозаїчної хорологічної структури основного намету світлової і кореневої конкуренції, варіабельність висот більш широка (16–28 %). Вважаємо, що в клімаксових деревостанах яруси можна розглядати як просторову висотну функціональну екологічну нішу. Зауважимо, що зміна складу та чисельності деревних видів у ярусах-горизонтах використовувалась для оцінки напрямку сукцесійних процесів у клімаксових ялинових (Markiv, Pitikin, 1986; Paupan V., Pitikin, 1982), ялицевих (Markiv, 1982; Paupan V., Markiv, 1982) і букових деревостанах Карпат (Paupan V., Chistjakova, 1990; Paupan V., 1994). В ярусах букових деревостанів, незалежно від типу лісу, домінує бук європейський (табл. 4). Чисельність його ценопопуляцій віргінільно-генеративної фракції у ялиново-ялицевих і ялицевих бучинах за запасом становить 6–9 одиниць. У четвертому ярусі відмічається деяка регресія бука за рахунок явора і ялиці. Незначна частка в складі ярусів ялиці (9–13 %) і ялини (3–11 %) свідчить про регресію ценопопуляцій хвойних дерев у цих типах субформацій букових лісів. У монодомінантних бучинах у ярусах завжди домінує бук, рідко зустрічаються асектаторні види – явір, ясен звичайний, в'яз. Можна передбачити, що в досліджуваних деревостанах у найближчій перспективі (при кліматичних умовах, близьких до сучасних) бук буде займати прогресивне положення. В ялицевих і ялиново-ялицевих бучинах можлива зміна складу, а саме ценопопуляція ялини європейської в ході сукцесій може призвести до випадання зі складу ялиново-ялицевих бучин. В ялицевих бучинах ценопопуляція ялиці більш стабільна.

Напрямки сукцесій у клімаксових деревостанах у межах пробних площ підтверджуються значними матеріалами повидільної бази даних. У типах лісу С₃-ял-яцБк (402 виділи площею 4506 га) і типі С₃-D₃-яцБк (114 виділи площею 1297 га) вони свідчать, що доля ялиці і ялини в складі деревостанів у 100–200-річному динамічному ряді не перевищує за запасом 20 %, а бук стало домінує за запасом. В обидва типах лісу зі сторічного до 180–200-річного віку його частка за запасом у складі деревостанів сягає 92–96 %.

Функціональна роль кожного ярусу в біогеоценозах різна. Для відтворення популяції, збереження і підтримки стабільності екосистеми головне значення має перший ярус (табл.4). Підлегли яруси слугують буферами лісової екосистеми, «страховим фондом» популяції, який лімітує відновлення. Кожен ярус має складну популяційно-біологічну структуру. У першому ярусі-горизонті зосереджена репродуктивна частина популяції (перестійне старе покоління, стигле і середньовікове репродуктивне покоління). У другому – зосереджена досягаюча група репродуктивних особин. Третій утворюють віргінільні дерева. Така насичена складна вертикальна структура букових клімаксових деревостанів створює особливо жорсткий екологічний режим під наметом лісу. Величина надходження ФАР до поверхні ґрунту становить тут лише 2–4 % від освітленості на відкритому місці (Paupan V. et al., 2009), а це відбивається на особливостях відновлення, формування вертикальної і горизонтальної хорологічної структури, визначає динаміку деревостану.

Таблиця 4

Вертикальна ярусна структура ценопопуляції у клімаксових ценозах формації букових лісів

Індекс типу лісу, клімаксовий стан	Ярус-горизонт	Видовий склад корінного деревостану	Кількість дерев			Середні			Сума площ		Запас деревини	
			екз./га	%	висота, м	діаметр, см	перерізу стовбурів, м ² /га	м ³ /га	%			
С ₃ -ял-яцБк (старовікові клімаксові) 9 проб	1	7Бк2Яц1Ял+КлЯв	135	32	30,7	53,0	30,2	397	84			
	2	6Бк2Яц2Ял+Яв	97	23	21,5	30,0	6,37	64	13			
	3	6Бк2Яц2Ял+Яв	190	45	12,5	11,3	2,18	15	3			
Деревостан у цілому			422	100	—	—	38,68	476	100			
С ₃ -яцБк (старовікові клімаксові) 13 проб	1	9Бк1Яц	149	27	28,8	49,2	27,71	313	88			
	2	6Бк4Яц+Ял	114	20	19,1	19,5	383	32	9			
	3	6Бк3Яц1Ял	295	53	11,4	11,3	2,24	10	3			
Деревостан у цілому			558	100	—	—	33,78	355	100			
D ₃ -Бк (старовікові клімаксові) 12 проб	1	10Бу од.Яв	90	16	34,6	60,8	26,27	373	87			
	2	10Бк	79	14	19,8	25,2	3,62	33	8			
	3	10Бк	390	70	11,2	11,3	3,50	22	5			
Деревостан у цілому			555	100	—	—	33,59	428	100			
D _{2,3} -Бк (клімаксові гралиси) 16 проб	1	10Бу од.ЯвЯс	145	49	33,1	55,1	40,10	561	93			
	2	10Бк од.Яв	45	15	24,4	30,2	2,90	29	5			
	3	10Бк	106	36	12,6	12,2	1,20	11	2			
Деревостан загалом			296	100	—	—	44,20	601	100			

На частку першого ярусу припадає 84–93 % запасу деревини, другого – 8–13 і третього – 3–5 % (табл. 4). За сучасною лісовпорядкувальною інструкцією ярус виділяється, коли запас перевищує 30 м³ на 1 га. Тому в досліджених деревостанах за чисто ресурсним підходом характеризувати структуру через вікові покоління з позиції відтворення популяції є доцільно, враховуючи чисельність ценопопуляції. За таких умов у першому ярусі зосереджено 16–49 %, у другому – 14–23; третьому – 36–70 % особин.

Визначення вікової структури клімаксових хвойно-букових і букових деревостанів проведено в чотирьох типах лісу на 34 пробних площах, які відносять до клімаксових старовікових, а на 16 пробних площах – до клімаксових пралісових деревостанів.

У зв'язку зі значним обсягом дослідного матеріалу для його кращого сприймання наводяться усереднені дані чисельності і продуктивності ценопопуляцій за типами лісу та віковими групами поколінь (табл. 5, 6).

Таблиця 5

Чисельність ценопопуляцій (екз./га) деревних видів у вікових групах хвойно-букових і букових деревостанів (середні показники)

Шифр, кількість проб	Ценно- популяція*	Генеративний період					Передгенератив- ний період	
		Вікова група (покоління)*					2	1
		6	5	4	3	Σ		
С ₃ -СмЯц-Бк 9 проб (старовікові)	Fr.s	60	50	42	83	235	96	6377
	Ab.al	1	6	12	17	42	15	733
	P.ab	–	2	5	11	18	18	144
	A.ps	–	2	6	8	16	3	4557
С ₃ -См-Бк 13 проб (старовікові)	Fr.s	39	37	53	85	214	153	1090
	Ab.al	8	11	15	18	52	116	1992
	P.ab	–	–	1	4	5	7	185
D ₃ -Бк 12 проб (старовікові)	Fr.s	35	37	36	121	224	326	12206
	Ab.al	1	1	2	2	8	1	2467
	P.ab	–	1	1	1	6	1	2858
D ₂₋₃ -Бк 16 проб (праліси)	Fr.s	56	48	29	41	174	105	21240
	Ab.al	3	3	2	2	10	–	6458
	Fr.ex	4	1	–	–	5	–	3725

*1 – ювенільно-іматурна (підріст); 2 – віргінільно-генеративна; 3 – молода генеративна; 4 – середньовікова генеративна; 5 – стигла генеративна; 6 – стара генеративна; Fr.s – бук, Ab.al – ялиця, P.ab – смерека, A.ps – явір, Fr.ex – ясен.

В усіх типах лісу ценопопуляція бука є повночленною, ценопопуляція ялиці і особливо смереки у хвойно-букових типах є фрагментарною. У генеративному періоді чисельність репродуктивних особин бука коливається від 174 до 235 екз./га і є достатньою для відновлення ценопопуляції. Для кондомінантних видів (ялиці та смереки) таке представництво не є характерним.

Чисельність особин віргінільного вікового стану для всіх ценопопуляцій у хвойно-букових і букових деревостанах є обмеженою (друга вікова група), а ювенільно-іматурної групи ценопопуляції бука (перше вікове покоління) – достатньою. Для відтворення ялиці і смереки потрібно запропонувати спеціальні регулятивні заходи зі сприяння їх природному відновленню.

Продуктивність ценопопуляцій неоднакова і відзначається такою особливістю в хвойно-букових і букових клімаксових деревостанах. У хвойно-букових ценозах на популяцію бука в типі С₃-СмЯц-Бк припадає 71 % запасу; ялиці – 13,1; смереки – 11,5 %, а в типі С₃-См-Бк – відповідно 81, 18 і 1 %. У монодомінантних бучинах ценопопуляція бука є переважаючою і становить 96,4–98,5 % запасу. За віковими

групами розподіл запасу свідчить, що майже половина його зосереджена в перестійному (старому генеративному і субсенільному) поколінні: С₃-СмЯц-Бк – 47 %; С₃-См-Бк – 49; D₂₋₃-Бк – 56–61 %. У стиглому генеративному поколінні запас деревини становить 24–26 %; середньовіковому генеративному – 17–18; молодому генеративному – 4–7 і віргінільному – 1,5–3,0 %. При проведенні вибіркового регулювання, з позицій омолодження ценопопуляції, необхідно використовувати переважно перестійну і стиглу вікові групи бука, рідше ялиці і смереки.

Таблиця 6

Продуктивність ценопопуляцій (м³/га) деревних видів у вікових групах клімаксових хвойно-букових і букових деревостанів

Шифр кількість проб	Ценно- популяція*	Вікова група (покоління)*						Σ	%
		6	5	4	3	2			
<u>С₃-СмЯц-Бк</u> 9 шт.	Fr.s	218,6	78,4	24,4	10,4	3,1	335,0	71,0	
	Ab.al	3,6	33,3	17,7	7,0	0,5	61,9	13,1	
	P.ab	–	10,2	32,5	9,7	3,1	54,3	11,5	
	A.ps	–	1,8	13,1	5,6	0,4	20,9	4,4	
<u>С₃-См-Бк</u> 14 шт.	Fr.s	148,6	73,7	46,4	19,9	6,3	294,9	81,0	
	Ab.al	29,9	15,8	11,2	4,5	4,0	65,4	18,0	
	P.ab	–	0,6	1,0	1,5	0,4	3,5	1,0	
<u>D₃-Бк</u> 12 шт.	Fr.s	253,2	106,0	33,1	28,0	12,9	433,3	96,4	
	Ab.al	1,1	3,2	3,6	1,4	–	9,3	2,0	
	P.ab	–	0,6	5,6	0,2	0,4	6,8	1,6	
<u>D₂₋₃-Бк</u> 16 шт.	Fr.s	330,8	142,1	38,5	20,5	7,8	539,7	98,5	
	Ab.al	1,2	3,9	0,7	0,2	–	6,0	1,1	
	Fr.ex	2,0	0,2	–	–	–	2,2	0,5	

* Див. позначення в табл. 5.

Таким чином, хвойно-букові та букові клімаксові деревостани Карпат включають всі вікові покоління при домінуванні за чисельністю догенеративного покоління, а за продуктивністю – генеративного. Їх необхідно ідентифікувати як різновікові деревостани (старовікові ліси і пралісові екосистеми) клімаксового стану. Тільки старовікові деревостани зазнали незначного антропогенного впливу, а праліси виникли і розвиваються природним шляхом під впливом лише природних стихій та явищ без істотного втручання людини (Cherniavskiy et al., 2011; Shparyk et al., 2010). Обидві природні групи деревостанів вимагають збереження і охорони.

ВИСНОВКИ

В Українських Карпатах клімаксові хвойно-букові і букові деревостани у формації букових лісів збереглися у природно-заповідних і захисних лісах. Їх ценопопуляційна структура, яка проведена на засадах онтогенетично-біологічної парадигми, указує, що розмірна за діаметром структура формує три типи. Домінуючою є обернена s-подібна структура. У вертикальній стратифікації в букових клімаксових ценозах виділено чотири функціональних яруси-горизонти, що є просторовими екологічними нішами, які характеризуються особливою структурою. За віковою структурою виділяються шість вікових груп, які мають використовуватись при ідентифікації та інвентаризації. Клімаксові букові деревостани є стабільними різновіковими ценозами. Господарювання в них в експлуатаційних цілях має бути вибіркоче. Ценопопуляція бука в аналізованих деревостанах є повночленною, а темнохвойних видів (ялини та ялиці) фрагментарною, що вказує на різну життєвість популяцій за сучасних змін клімату.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ / REFERENCES

- Anuchin, N. P., 1982. Lesnaya taksatsiya [Forest taxation]. Lesnaja promyshlennost, Moscow (in Russian).
- Belgard, A. L., 1971. Stepnoe lesorazvedenie [Steppen afforestation]. Lesnaja promyshlennost, Moscow (in Russian).
- Bicy'n, L. V. 1965. Stroenie i produktivnost gornyh lesov [The structure and productivity of mountain forests]. Lesnaya promyshlennost, Moscow (in Russian).
- Borman, F. H.; Likens, G. E., 1979. Pattern and Process in a Forested Ecosystem. New York, Springer-Verlag, pp. 253.
- Bugmann, H., 2006. Gebirgswaldökologie. Umweltwissenschaften Departament, ETH Zürich. Kurs Nr. 801-0908-00, 2G, pp.186.
- Chernevyi, Iu. I., 2016. Heterohennist i typolohichni zasady formuvannia lisiv Karpatskoi chastyny basseinu r. Dnister [Heterogeneity and typological bases of forest formation in the Carpathian part of the Dniester River basin]. Avtor. dys. dok. biol. Nauk. Lviv (in Ukrainian).
- Cherniavskiy, M. V., Krynytskyi, H. T., Parpan, V. I., 2011. Nablyzhene do pryrody vedennia lisovoho hospodarstva v Ukraini [Close to nature forestry in Ukraine. Scientific works of the Forest Academy of Sciences of Ukraine]. Naukovi pratsi lisivnychoi akademii nauk Ukrainy 9, 29–35 (in Ukrainian).
- Chistjakova, A. A., Parpan, V. I., 1991. Populyatsionnaya struktura bukovyih lesov i puti ih optimizatsii v Karpatah [Population structure of beech forest and prospects for its optimization in the Carpathians]. Ekologiya populjatsii, Moscow, 198–213 (in Russian).
- Cleason, H., 1927. Further views on the succession-concept. Ecology 8(3), 299–326.
- Clements, F. E., 1916. Plant succession: An analysis of the development of vegetation. Washington, DC: Carnegie Institute. Washington Publ. 242, 512 p.
- Clements, F. E., 1936. Nature and structure of the climax. J. Ecol. 24, 252–284.
- Herushynskiy, Z. Iu., 1996. Typolohiia lisiv Ukrainskykh Karpat [Typology of forests of the Ukrainian Carpathians]. Piramida, Lviv (in Ukrainian).
- Holubets, M. A., 2007. Retrospektyva i perspektyva lisovoi typolohii [Retrospective and perspective of forest typology]. Lviv, Polli (in Ukrainian).
- Holubets, M. A., 2016. Osnovy vidnovlennya funktsional'noyi suti karpats'kykh lisiv [Fundamentals of the restoration of the functional essence of the Carpathian forests]. Kompaniya «Manuskrypt», L'viv (in Ukrainian).
- Korchagin, A. A., 1964. Vidovoy (florestitcheskiy) sostav rastitelnyih soobshchestv i metody ego izucheniya [Species (floristic) composition of plant communities and methods of its study. Field geobotany]. Polevaya geobotanika. 3. Moscow, Leningrad., 39–131 (in Russian).
- Korpel, S., 1989. Pralisy Slovenska. Veda, Bratislava, 238 p.
- Korpel, S., 1993. Die Urwälder der Westkarpaten. Stuttgart: Fischer Verl., P. Haupt., 310 s.
- Krinit'skiy, G. T., 1993. Morfofiziologicheskie osnovy selektsii drevesnyih rasteniy [Morphophysiological foundations of selection of woody plants]. Avtoref. diss. dokt. biol. nauk. Kyiv (in Russian).
- Krynytskyi, H. T., 2012. Pro perspektyvu lisivnycho-ekolohichnoi typolohii: dyskusiini aspekty [The prospects of silvicultural and ecological typology: discussion aspects]. Materialy pershoi vseuk. lisotyp. konf. «KhII Pohrebniakivski chytannia» Lviv: RVV NLTU Ukrainy, 26–30 (in Ukrainian).
- Malynovskiy, K. A., 1986. Populiatsiina biolohiia roslyn: yii tsili, zavdannia i metody [Population biology of plants: its goals, tasks and methods]. Ukrainskyi botanichnyi zhurnal 43(4), 5–12 (in Ukrainian).
- Markiv, P. D., 1982. Osobennosti formirovaniya i produktivnost elovo-bukovyih i pihtovyih lesov Ukrainskikh Karpat [Features of formation and productivity of spruce-beech and fir forests of the Ukrainian Carpathians]. Avtoref. dis.kand. s.-h. nauk. Harkov (in Russian).
- Markiv, P. D., Pitikin, A. I., 1986. Vozrastnaya struktura drevostoev elovo-bukovo-pihtovyih lesov Ukrainskikh Karpat [Age structure of the stands of spruce/beech/fir forests of the Ukrainian Carpathians]. Lesovedenie 6, 39–45 (in Russian).
- Molotkova, I. I., 1968. Produktivnist yalytsevykh derevostaniv w knuzi «Pidvyshchennia produktivnosti hirs'kykh lisiv» [Fir stands productivity in the book «Raising the productivity of mountain forests»]. Uzhhorod, 35–38 (in Russian).
- Parpan, T. V., 2004. Bioekolohichni osoblyvosti yalytsi biloi (Abies alba Mill.) v lisovykh bioheotsenozakh Peredkarpattia (heneza, vidnovlennia, prohnaz) [Bioecological features of silver fir (Abies alba Mill.) in forest biocenoses of the Carpathian region (genesis, restoration, forecast)]. Avtoref. dys. na zdobuttia nauk. stupenia kand. biol. nauk, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Parpan, T. V., 2006. Ekolohichne modeliuвання dynamiky u riznikovoykh yalytsevo-

- bukovykh derevostanakh Ukrainy Karpatskoy Karpat [Ecological modeling of dynamics in uneven-aged spruce-beech stands of the Ukrainian Carpathians]. *Ekology and Noospherology* 17(3-4), 47–52 (in Ukrainian).
- Parpan, V. I., Chistyakova, A. A., 1990. Vozrastnyye sostoyaniya v ontogeneze buka evropeyskogo [Age states in the ontogenesis of European beech]. *Lesovodstvo i agrolesomeliatsiya* 80. Kyiv: Urozhay, 23–24.
- Parpan, V. I., 1996. Suchasni zasady hirs'koho lisivnytstva [Modern foundations of mountain forestry]. *Naukovyi visnyk: lisivnytski doslidzhennia v Ukraini*. Zbir. naukovy-tekhnychnykh prats 5.3, 158–162 (in Ukrainian).
- Parpan, V. I., Cherniavskiy, M. V., Ilchuk, V. M., 1997. Ekologichni zasady klasyfikatsii lisiv Ukrainy z vrakhuvanniam yikh tsilovoho pryznachennia [Ecological bases of forest classification of Ukraine taking into account their special purpose]. *Ekology and Noospherology* 3(1-2), 16–24 (in Ukrainian).
- Parpan, V. I., Markiv, P. D., 1982. Charakter smen v formatsii pihtovykh lesov Ukrainy Karpatskoy Karpat [Character of changes in the formation of fir forests of the Ukrainian Carpathians]. *Tezisy VII sezda UBO*. Kyiv, Naukova dumka, 222–223 (in Russian).
- Parpan, V. I., Parpan, T. V., 2008. Osnovni pryntsypy suchasnoyi paradyhmy hirs'koho lisoznavstva ta lisivnytstva Ukrainy Karpatskoy Karpat [The main principles of modern paradigm of mountain forest science and forest management in the Ukrainian Carpathians]. *Lisivnytstvo i ahrolisomeliatsiya* 114, 7–12 (in Ukrainian).
- Parpan, V. I., Parpan, T. V., Mylen'ka, M. M., 2012. Populyatsiyna biolohiya derevnykh roslyn: naukova osnova lisoznavstva y lisivnytstva [Population biology of woody plants: scientific basis of forestry and silviculture]. *Visnyk Prykarpats'koho Natsional'noho Universytetu im. Vasylya Stefanyka. Seriya «Biolohiya»* XVI, 3–7 (in Ukrainian).
- Parpan, V. I., Parpan, T. V., Hudyma, V. D., 2016. Syntaksony lisivnycho-ekologichnoi typolohii ta yikh vykorystannia [Syntaxons of forestry-ecological typology and their use]. *XIV Pohrebniakivski chytannia*, Ivano-Frankivsk: NAIR, 18–23 (in Ukrainian).
- Parpan, V. I., Pitikin, A. N., 1982. Obschaya dinamika osnovnykh rastitelnykh gruppировok Karpat [The general dynamics of the main plant groupings of the Carpathians]. *Tezisy VII sezda UBO*. Kyiv, Naukova dumka, 237–238 (in Russian).
- Parpan, V. I., Sannikov, S. N., Parpan, T. V., 2009. Gipoteza impulsnoy dinamiki devstvennykh bukovykh lesov Ukrainy Karpatskoy Karpat [Hypothesis of impulse dynamics of virgin beech forests of the Ukrainian Carpathians]. *Materialy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii*. Ekaterinburg: UrO RAN, 120–125 (in Russian).
- Parpan, V. I., Stoiko, S. M., 1999. Bukovi pralisy Ukrainy Karpatskoy Karpat: yikh okhorona i tsenotychna struktura [Beech virgin forests of the Ukrainian Carpathians: their protection and cenotic structure]. *Naukovi zapysky* 4. Ivano-Frankivsk, 81–86 (in Ukrainian).
- Parpan, T. V., Hudyma, V. D., 2015. Pryrodno-antropohenni zminy w hirs'kykh lisovykh ekosystemakh Ukrainy Karpatskoy Karpat [Natural and anthropogenic changes in forest ecosystems of Ukrainian Carpathian and the way to support their stability and sustainability]. *Lisivnytstvo i ahrolisomeliatsiya*, Kharkiv 126, 212–217 (in Ukrainian).
- Parpan, V. I., 1994. Struktura, dynamika, ekologichni osnovy ratsional'noho vykorystannia bukovykh lisiv Karpat'skoho rehionu Ukrainy [Structure, dynamics and ecological basis for the rational use of beech forests in the Carpathian region of Ukraine]. *Avtoreferat dysertatsiyi na zbuttya nauk. stupenya doktora biolohichnykh nauk*, Dnipropetrovs'k (in Ukrainian).
- Parpan, V. I., Sannikov, S. N., Parpan, T. V., 2009. The Hypothesis of the Pulsed Dynamics of Virgin Beech Forests. *Russian Journal of Ecology* 40(7), 1–14.
- Pogrebnyak, P. S., 1968. Obschee lesovodstvo [General forestry]. Moscow (in Russian).
- Rabotnov, T. A., 1964. Opredelenie vozrastnogo sostava populyatsii vidov v osobschestve [Determining the age composition of the species population in the community]. *Polevaya geobotanika*. Moscow, AN SSSR. 3, 132–145 (in Russian).
- Sannikov, S. N., Parpan, V. I., 1990. Populyatsionno-ekologicheskyy podhod k izucheniyu estestvennogo lesovosstanovleniya [Population-ecological approach to the study of natural regeneration]. *Problemy lesovedeniya i lesnoy ekologii: tez. dokl.* Moscow, 57–59 (in Russian).
- Sannikov, S. N., Petrova, I. V., Filippova, T. V., Sannikova, N. S., Parpan, T. V., 2011. Polimorfizm i differentsiatsiya populyatsiy Pinus sylvestris v Ukrainy Karpatskoy Karpat [Polymorphism and differentiation of Pinus sylvestris populations in the Ukrainian Carpathians]. *Visnik Dnipropetrovskogo universitetu. Biologiya. Ekologiya* 19(1), 101–112 (in Ukrainian).
- Sannikov, S. N., Sannikova, N. S., Petrova, I. V., 2012. Ocherki po teorii lesnoy populyatsionnoy biologii [Essays on the

- theory of forest population biology]. Ekaterinburg, UrO RAN (in Russian).
- Sannikov, S. N., Petrova, I. V., Shvayngruber, F., Egorov, E. V., Parpan, T. V., 2011. Geneticheskaya differentsiatsiya populatsiy *Pinus mugo* Turra i *P. sylvestris* L. v ukrainskikh Karpatah i shveysarskikh Alpah [Genetic differentiation of populations of *Pinus mugo* Turra and *Pinus sylvestris* L. in the Ukrainian Carpathians and Swiss Alpen]. Russkiy zhurnal «Ekologiya» 4, 1–8 (in Russian).
- Shparyk, Iu. S., Kommarmott, B., Berkela, Iu. I., 2010. Struktura bukovo-haynogo pralisu ukrainskykh Karpat [Structure of beech virgin forest of Ukrainian Carpathians]. Sniatyn, Prut prynt (in Ukrainian).
- Smirnova, O. V., 1998. Tsenopopulyatsionnaya organizatsiya biotsenoticheskogo pokrova lesnykh landshaftov [Cenopopulation organization of the biocenotic cover of forest landscapes]. Uspehi sovremennoy biologii 2, 25–39 (in Russian).
- Smirnova, O. V., 2004. Metodologicheskie podhody i metody otsenki klimaksovogo i suksessionnogo sostoyaniya lesnykh ekosistem (na primere vostochnoevropeyskikh lesov) [Methodological approaches and methods for assessing the climax and succession state of forest ecosystems (by the example of Eastern European forests)]. Lesovedenie 3, 15–26 (in Russian).
- Smirnova, O. V., Chistyakova, A. A., Drobyshcheva, T. I., 1987. Tsenopopulyatsionnyy analiz i prognozy razvitiya dubovo-grabovykh lesov Ukrainy [Cenopopulation analysis and forecasts of oak and hornbeam forests development in Ukraine]. Zhurn. obsch. biol. 48(2), 200–212 (in Russian).
- Smirnova, O. V., Popadyuk, R. V., 1989. Metodicheskie rekomendatsii po vosproizvodstvu raznovozrastnykh shirokolistvennykh lesov evropeyskoy chasti SSSR (na osnove populyatsionnogo analiza) [Methodological recommendations for the reproduction of different-aged broad-leaved forests of the European part of the USSR (based on population analysis)]. Moscow, VASHNIL (in Russian).
- Stojko, S. M., 1993. Vysotna dyferenciatsiya roslynnoho pokryvu [Altitude differentiation of vegetation]. U knyzi «Pryroda Karpats'koho nacional'nogo parku». Kyiv, Naukova dumka, 63–66 (in Ukrainian).
- Svarnik, N. I., 1988. Struktura populyatsii rasteniy v soobshchestvah sosny gornoy v Chernogori (Karpaty) [The structure of the plant population in the mountain pine communities in Chernogora (Carpathians)]. Avtoref. diss. kand. biol. nauk. Dnepropetrovsk (in Russian).
- Tansley, A., 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology 16, 284–307.
- Tretiak, P. R., Chernevyi, Iu. I., 2015. Osoblyvosti lisovoi typolohii v krainakh Alpiisko-Karpatskoho makrorehionu [Features of forest typology in the countries of the Alpine-Carpathian macroregion]. Zbirn. nauk. prats Lisivnychoi akademii nauk Ukrainy 13. Lviv, RVV NLTU Ukrainy, 237–243 (in Ukrainian).
- Tsarik, Y. V., 1991. Tsenopopulyatsionnaya struktura vyisokogornyykh soobshchestv Karpat [Cenopopulation structure of highland communities of the Carpathians]. Avtoref. diss. na soiskanie nauch. stepeni d-ra. biol. nauk. Dnepropetrovsk (in Russian).
- Tsurik, E. I., 1974. Vozrastnaya struktura elovykh drevostoev Ukrainskikh Karpat [Age structure of spruce stands of the Ukrainian Carpathians]. Lesovedenie 6, 19–23 (in Russian).
- Uranov, A. A., 1975. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsiy kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocenopopulation as a function of time and energy wave processes]. Nauchnyy doklad vysshey shkoly, Biol. nauki 2, 34–40 (in Russian).
- Vorobev, D. V., 1953. Tipy lesov Evropeyskoy chasti SSSR [Types of forests in the European part of the USSR]. Kyiv, AN USSR (in Russian).
- Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v goltsene i sovremennost, 2004. [Eastern European forests: history in the Holocene and modernity]. Pod red. O. V. Smimovoy. Moscow (in Russian).
- Zaugolnova, L. B., 1968. Ontogenez i vozrastnyie spektryi populyatsii yasenya obyknovennogo v fitotsenozah lesostepnoy zony [Ontogeny and age spectra of the Ash common population in the phytocenoses of the forest-steppe zone]. Avtoref. dis. kand. biol. nauk. Moscow (in Russian).
- Zaugolnova, L. B., 1988. Dinamika tsenopopulyatsiy [Dynamics of coenopopulation]. Moscow, Nauka, 102–130 (in Russian).
- Zlobin, Yu. A., 1989. Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskikh populyatsiy rasteniy [Principles and methods of studying cenotic plant populations]. Izd-vo Kazan. un-ta (in Russian).

Стаття надійшла в редакцію: 30.04.2017