УДК 561.551+477.88

Андрій МАЛИНОВСЬКИЙ

ДО ПОХОДЖЕННЯ ЛІСІВ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Аналізом екологічних, ценотичних, систематичних і хорологічних особливостей сучасних та аналогів головних третинних ценозоутворювачів встановлені флорогенетичні комплекси рослинного покриву Карпат. Формування сучасних неморальних і бореальних лісів є наслідком тривалої структурної реорганізації та адаптації третинної рослинности, котрі супроводжувалось поступовим випаданням теплолюбних елементів, міґрацією та заміщенням їх видами із сусідніх територій.

На необхідність застосування генетичних методів, котрі відображали б закономірності розвитку рослинности в геологічних масштабах, свого часу вказував В. Сукачов [29]. Пізніше В. Сукачов [30] сформулював ідею розвитку фітоценозу через внутрішні протиріччя між рослинами у процесі їх життєдіяльности, хоч результати цих протиріч завжди залежать від зовнішніх факторів. У розвитку рослинного покриву В. Н. Сукачов виділяв динаміку фітоценозів (сезонні, вікові і різнорічні зміни), динаміку рослинного покриву (зміну рослинного покриву на одному місці) і філценогенез — еволюцію асоціяцій та інших таксономічних одиниць.

Рослинний покрив будь-якої території характеризується специфічними для нього можливостями філценогенезу. Його розвиток зумовлений загальним напрямом змін екологічних факторів, ґрадієнтами їх диференціяції, складом та розмаїттям таксонів, темпами їх еволюції та флорою суміжних територій. Формування рослинних угруповань, котре відбувається через природний добір видів, зумовлено конкуренцією і конкретними екологічними, кліматичними й орографічними умовами.

У сучасній літературі розвиток рослинного покриву — філоценогенез — часто ототожнюється з поняттям його еволюції і розглядається також як історична (секулярна) сукцесія — довготривала зміна рослинности, викликана зміною клімату [36]. Р. Уіттекер і Дж. Вудвелл [84], розглядаючи еволюцію рослинности як спонтанний процес, серед його особливостей відзначають зростання видового розмаїття, провідну роль флорогенезу завдяки диференціяції факторів середовища, потенцій еколого-біологічної амплітуди видів та конвергенції морфології угруповань. Еволюція рослинних угруповань відбувається за сітчастою моделлю, за якою види завдяки диференціяції екологічних ніш, еволюціонують у фітоценозах і екосистемах більш-менш незалежно. Темпи еволюції окремих видів не синхронізуються у часі з розвитком рослинного покриву. Розвиток

рослинного покриву проходить незрівнянно скоріше, він пов'язаний зі змінами екологічного середовища, що відбуваються на порівняно незначному, в геологічному розумінні, проміжку часу.

Еволюцію фітоценозів визначають як форму їхньої динаміки, унаслідок чого утворюються нові фітоценони — типи угруповань, що раніш не існували або були відсутні на даній території [21]. Формуванні нових типів відбувається через складну й поступову деградацію предкового або предкових типів, що проявляється у зміні структури та видово складу угруповань у напрямі адаптації до екологічної ситуації, є формою реагування на ці зміни і спрямована на створення складних і стійких систем.

Формування нових типів супроводжується конкуренцією за ресурси, що призводить до поглиблення диференціяції популяцій за екологічними нішами, і, в кінцевому підсумку, до складности, стабільности угруповань та нового рівня їхньої організованости. Відсутність або обмеженість вільних еконіш стимулює процес тоншого і спеціялізованого пристосування до використання ресурсу на рівні груп особин або популяцій, важливим є конкурентні потенції популяцій нових видів, котрі використовують один ресурс, з аборигенними.

Реконструкція розвитку як флори, так і рослинного покриву — завдання надзвичайно складне і часто має характер припущень та гіпотез. Головною причиною труднощів є перервність, а часто і відсутність так званого ,,палеонтологічного літопису". Усе ж, навіть на основі фраґментарних палеонтологічних даних, систематичного та географічного аналізу сучасних лісоутворювачів можливо виділити, принаймні в загальних рисах, флорогенетичні комплекси минулого, виявити їх роль у розвитку головних напрямів та етапів становлення сучасного рослинного покриву.

Сучасні аналоги основних третинних лісоутворюючих видів Карпат поширені в різних областях і провінціях на території Євразії та Америки. До східно-середземноморських належать *Quercus castaneifolia* C.A.Mey, *Parrotia persica* C. A. May, *Zelkova carpinifolia* (Pall.) Dipp., котрі сьогодні є основними лісоутворювальними породами Талиша і Колхіди. Підлісок цих лісів також формують види, близькі до третинних видів Карпат — *Aristolochia iberica* F. et M., *Buxus colchica* Pojark., *Smilax excelsa* L., *Laurocerasus officinalis* Roem, *Rhododendron ungernii* Trautw, *Epigaea gaultherioides* (Bois. et Bac.) Takht.

Аналогом міоценового *Parottia pristina* (Ett.) Stur. є *Parrotia persica* C. A. May., котрий на північних схилах Талиша і в Північному Ірані утворює чисті і змішані угруповання з дубом і грабом. Parrotia persica — теплолюбне і тіневитривале літньо-зимозелене дерево до 20—25 м заввишки. Монодомінантні ліси з *Parrotia persica* представлені високозімкнутими угрупованнями, з відсутнім або слабо розвинутим підліском і трав'яним укриттям, та моховими синузіями на стовбурах дерев.

Сучасний колхідський підлісок настільки близький до міоценового Карпат, що певною мірою може розглядатися як його прототип. У Колхіді лавровишня (*Laurocerasus officinalis* Roem), аналог третинної *Laurocerasus officinalis* (Roem.) *pliocenica* Laurent, утворює суцільні, 3—4 м заввишки, напівсланкі зарості підліску, а інколи трапляється у виг-ляді

деревовидної від 12 до 16 м форми, як характерний компонент другого ярусу лісової рослинности [4]. Діяпазон місць зростань надзвичайно великий — від узбережжя до 2300 м над р. м., в умовах підвищеної вологости і з річними опадами не нижче 1400—1500 мм, але уникає сирих і вологих місць зростань. Синузії лавровишні розвиваються у букових, буково-ялицевих і смерекових, а також у мішаних буково-грабово-каштанових лісах. Вічнозелений чагарник *Rhododendron ungernii* Trautw. (аналог третинного *R. borsecense* Pop.) — потужний, від 2—3 до 6 м заввишки, едифікатор, утворює густі зарості підліску на прогалинах і узліссях у букових, буково-ялицевих і смереково-ялицевих лісах. Рододендрон унгерна обмежено поширений у Гурії, Аджарії й Турецькому Лізистані. *Epigaea gaultherioides* (Bois. Et Bac.) Takht. (аналог третинного *Epigaea bajskovskiae* Iljinskaja) — сланкий, вічнозелений чагарничок, відомий з поодиноких місць в Аджарії і Малій Азії. Два інші представники цього роду зростають в Японії (*E. asiatica* Maxim) та в Північній Америці (*E. repens* L.). *Buxus colchica* Pojark. (третинний аналог *Buxus pliocenica* Sap.) — вічнозелений чагарник або дерево заввишки до 10 м, утворює підлісок у вологих грабових, грабово-букових, буково-каштанових лісах та вапнякових скелях на висотах до 500 м. Поширений у Західному Кавказі (Абхазія, Аджарія), східній частині Грузії та в анклавах в Азербайджані і Лізистані. За А. Долухановим [4], колхідський підлісок має набір своєрідних рис: спеціялізація до перезимування під снігом і пов'язана з цим сланка форма, особливості веґетативного розмноження, адаптації до світлового режиму та розвиток у сциофітних умовах. Із західним середземномор'ям пов'язує характерний для міоцену Карпат *Acer integerrimum* (Viv.) Masal. *v. lobelianum* Schwarewa., сучасний його аналог *Acer lobelii* Tenore зростає у горах Південної Італії.

Третинна флора Карпат має численну групу видів, сучасні аналоги яких зосереджені в Південно-Східній Азії. До таких належать міоценовий *Glyptostrobus europaeus* A.Br. — сучасний аналог якого *Glyptostrobus pensilis* (Staunton) Koch поширений у Південно-Східному Китаї; *Carya denticulata* (Web.) Iljinska — *C. tonkinensis* Lecomte (В'єтнам); усі викопні види роду *Cinnamomum*: *Cinnamomum lanceolatum* (Ung.) Heer — *C. lourieri* Ness. (Юннань у Китаї, В'єтнам і Південна Японія), *Cinnamomum polymorphum* (A.Br.) Heer — *C. camphora* (L.) J. Presl. (Східна Азія); *Acer aegopodifolium* (Goepp.) Baik. — *A. griseum* Pax. (Китай); *Carpinus vindobonensis* Berger — *C. tschonoskii* Maxim (Японія, Китай); *C. zabuschii* Berger — *C. fastigiata* Winkl (Китай). Азійські зв'язки відслідковуються у *Betula prisca* Ett., — близький сучасний вид *B. utilis* D. Don. зростає у Гімалаях і Центральній Азії. Місця зростання сучасних близьких видів родів *Cercidiphyllum*, *Cinnamomum*, *Grewia*, *Sapindus* пов'язані з вологим субтропічним кліматом гір Південно-Східної Азії, а *Betula* і *Acer* — з областями помірного клімату.

Значна частина сучасних аналогів викопних видів Карпат поширена в Північній Америці. Характерними північноамериканськими гірськими лісовими видами є *Acer rubrum* L., *Comptonia peregrina* (L.) Couter і *Fraxinus caroliniana* Mill., котрі близькі до міоценових *Acer trilobatum*

(Sternb.) A.Br, *Comptonia acutiloba* Brongh. та *Fraxinus paviifolia* (Gaudin) Iljinskaja. Своєрідна група гірських листопадних долиннорічкових видів, місця зростання яких пов'язані з надмірно зволоженими або періодично затоплюваними ділянками — *Populus monilifera* Ait., *P. balsaminifera* L., *Ulmus americana* L., *Vitis labrus* L., *Liquidambar styraciflua* L., *Platanus occidentalis* L., *Myrica cerifera* L. Переважна більшість цих видів зосереджено у Східній і Південно-Східній частині Північної Америки, у Південній Каролініі — *Canna flaccida* Roscoe., у Мексиці — *Bambusa latifolia* Rupr. Викопними аналогами цих видів у Карпатах є *Populus latior* A.Br. *v. subtruncata* Heer., *P. balsaminoides* Goepp., *Ulmus carpinoides* Goepp., *U. teutonica* A.Br., *Liquidambar europaea* A.Br., *Platanus platanifolia* (Ett.) Knobloch, *Myrica lignitum* (Ung.) Sap., *Canna flaccidifolia* (Berry) Krysht., *Bambusa iljinskiae* Schwarewa. Зв'язки простежуються також із помірною флорою Європи. Міоценова і пліоценова флора представлена сучасними аналогами передгірних і гірських видів *Carpinus grandis* Ung. — *Carianus betulus* L., євроазійські *Betula pubescens* Ehrh. — *Betula subpubescens* Goepp.; європейсько-кавказсько-північноафриканські *Acer campestre* L. — *Acer subcampestre* Goepp.

Панування помірної листопадної флори датоване олігоценом, хоч початок її формування припадає на верхню крейду [9]. Сучасний лісовий листопадний комплекс Карпат об'єднує види, флорогенетично пов'язані з літньозеленими дубовими і буковими лісами міоцену з *Fagus attenuata* Goepp., *Quercus pseudocastanea* Ung. з участю теплолюбних *Parrotia pristina* (Ett.) Stur, *Zelkova zelkovifolia* (Ung.) Buzek et Kotlaba, *Celtis trachytica* Ett., *Carya denticulata* (Web.) Schimp., *Acer integerrimum* (Viv.) Massal. та вічнозелених *Daphogene cinnamoea* (Rossm.) Knobloch, *Viscum lusaticum* Czeczott, *Pyracanhta coccinea* Roem., *Ilex sp.*, *Rhododendron borsecense* Pop., *Viscum lusaticum* Czeczott, *Myrica lignitum* (Ung.) Sap. До його складу також входили *Carpinus grandis* Ung., *Platanus platanifolia* (Ett.) Knobloch, *Liquidambar europaea* A.Br., *Ginkgo occidentalis* Samyl., види родів *Ulmus*, *Tilia* та ін.

Серед європейських буків відомий з третинного періоду і найбільш давній є *Fagus orientalis* Lypsky [13, 11, 44, 45]. Щодо *Fagus sylvatica*, то питання його походження дискусійне. На основі порівняльних досліджень А. Чечотт [45] встановила, що предковою формою був більш древній *Fagus orientalis*, з якого, в умовах океанічного клімату Середземномор'я, сформувався *Fagus sylvatica*, котрий в кінці пліоцену і міжльодовикових фазах плейстоцену поширився по Європі. На утворення *F. sylvatica* з *Fagus orientalis* шляхом аллопатричного видоутворення вказують І. Бондев і В. Мишич [3]. Іншого погляду дотримується А. А. Колаковський [13], котрий доводить існування у кінці крейдового періоду двох груп буків, з однієї з котрих — *Fagus antipofii* Heer — у міоцені-пліоцені сформувались *F. orientalis* і *F. pliocenica* Sap. (= *F. attenuata* Goepp. за Н. Шварevою [32, 33]). Останній і є предковою формою *Fagus sylvatica*.

Формування листопадних дубів роду *Quercus* L. пов'язане зі зміною субтропічної полтавської флори, у складі якої, окрім пальм, магнолій, міртових, була численна група вічнозелених дубів — *Quercus furcinervis* Heer, *Q. bifurcata* Wat., *Q. diplodon* Sap., *Q. neriifolia* Ung., *Q. obligodonta* Sap. та ін., тургайською флорою [18, 6]. Існуючі дві гілки (південно-східноазійська і європейсько-південно-західноазійська) утворилися на межі міоцену та пліоцену і розвивалися ізольовано, про що свідчать вікаруючі зв'язки: *Q. robur* — *Q. mongolica* Fisch. ex Ledeb. (Сх. Азія), *Q. petraea* — *Q. abieena* Blume (Півд.-Сх. Азія). Одними з найпримітивніших робуроїдних дубів є відомі з міоценових відкладів Середньої Європи *Quercus deuterogona* Ung. і *Q. codorica* Kol. [16, 23, 35]. Еволюція цих дубів призвела до утворення спеціялізованіших форм, котрі були об'єднані в цикл *Q. cardanii* Massal. [19]. До циклу належали переважно гірські види (*Quercus roburoides* Bereng., *Q. robur pliocenica*, *Q. mirbeckii* Dur., *Q. Prahartwissiana* Mchedl. та ін.), викопні залишки яких відомі з Середньої і Південної Європи та Кавказу [12, 15] і близькі до сучасного *Q. iberica* Stev. На думку Ю. Меницького [20], *Q. petraea* виник у міндель-рисський міжльодовиковий період унаслідок гібридизації між *Q. robur* і *Q. iberica*.

Q. robur вважається продуктом трансформації північних популяцій примітивних робуроїдних дубів, котрі в міоцені були ізольовані від південних орогенезом та розвитком степових ландшафтів [27]. Викопні рештки близьких до сучасного *Q. robur*, і які, очевидно, є предковими формами (*Quercus roburoides* Bereng., *Q. kryshtofovichiana* Bar.) відомі з пізнього міоцену і пліоцену Європи і Західного Сибіру, об'єднані в цикл *Q. pseudorobur* Kov. Для них вже було помічено зменшення розмірів листків, збільшення розсіченості та характерного для дуба звичайного звуження у нижній частині листової пластини.

Види роду *Carpinus* L. у Карпатах відомі з міоцену і пов'язані з формуванням гігромезофітних прирічкових та навколоболотних лісових комплексів із *Carpinus neilreichii* Kovats (близький до *C. caroliniana* Walt.), ксерофітних комплексів сухих гірських схилів з *Carpinus vindobonensis* Berger, *Carpinus zabushii* Berger., *Comptonia acutiloba* Brongn. та гірських мезофітних полідомінантних буково-дубових лісів з участю *Zelkova*, *Parrotia*, *Acer*, *Carya* та *Carpinus grandis* Ung. — виду, близького до *C. betulus* L. і *C. caucasica* Gross.

Найдавніші викопні рештки роду виявлено у відкладах на межі крейди і третинного періоду [55, 56.], а у третинному періоді він є звичайним лісотвірним видом [10, 33, 58, 79, 87]. Серед робіт із систематики грабів слід назвати праці В. Берґера [37], котрий наводить понад 50 видів роду, у тому 5 нових ним описаних. В окремих публікаціях і реґіональних зведеннях згадується від 60 до 80 видів, більшість з яких є формами або різновидностями. Сучасними дослідженнями встановлено існування у світовій флорі 21 виду, які належать до секцій *Carpinus* і *Distegocarpinus* [40].

Види роду поширені лише в Північній півкулі, де утворюють три ізольовані ареалогічні групи: американську, європейсько-західноазійську та східноазійську. Види секції *Distegocarpus* поширені тільки у Східній Азії: Китай, Японія, Корея, Тайвань і південна частина приморського краю

Росії, а секції *Carpinus* — Європі, Східній і Південно-Східній Азії, Північній і Центральній Америці.

В Америці поширений тільки *Carpinus caroliniana* Walt., ареал якого охоплює південно-східну Канаду, східну частину США, Мексику, Гватемалу і Гондурас від рівнин і передгір'я на півночі до 2500—2800 м над р. м на півдні. В Європі і Західній Азії (Анатолія, Північний Іран і Закавказзя) поширений *C. betulus*, і тільки у Східній Азії і на Кавказі — *C. orientalis* Mill. Описаний Ґросгеймом *C. caucasica* Gross. не визнається як самостійний вид. Найбагатшими за видовою чисельністю є Південно-Східна Азія і насамперед центральний Китай, де зосереджена переважна більшість видів і підвидів.

Граб звичайний у Європі відсутній в Піренеях, Корсиці, Сицилії, Сардинії і Південній Греції. У Британії і Швеції трапляється тільки в південній частині, відсутній на переважній частині Європейської Росії, півдні і сході України. Будучи рівнинним і передгірним видом з максимальними висотами зростання у горах 700—900 м над р. м., у різних частинах ареалу може займати вищі положення. Зокрема в Родопах, Французьких Альпах і Південних Карпатах до 1250 —1300 м, у Греції — 1200 м, на Кавказі — 2000 м [41], у Бескидах Польщі 400—700 м [76].

Темнохвойні елементи з'явилися у Карпатах у ранньому міоцені — мішані ліси гірських схилів з *Picea*, *Abies* (близькими до сучасних каліфорнійських *Abies brachteata* (D.Don.) Nuttal, та *A. concolor* (Gordon) Hilderbrand) і *Tsuga*, з яких автохтонно у пліоцені сформувався пояс мішаних смерекових і ялицевих лісів. Очевидно, у пліоцені утворюється пояс полі- і монодомінантних лісів із гірсько-лісовою флорою, а у плейстоцені в цю світу проникла велика група бореальних тайгових видів (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Andromeda polifolia*, *Carex limosa*, *Parnassia palustris*, *Linnaea borealis*, *Oxalis acetosella*, *Monotropa hypopitis*, *Moneses uniflora*, *Blechnum spicant*, *Dryopteris carthusiana* та ін.), котрі нині відіграють провідну роль у структурі сучасних темнохвойних лісів.

Рід *Picea* A. Dietrich сформувався у крейдяному періоді. Сучасні представники роду поширені на величезних територіях у Північній Америці та Євразії, і відсутні в Південній півкулі. Рід *Picea* за різними авторами об'єднує від 24 до 49 видів, а також багато форм і різновидностей, котрі часто трактуються як окремі види [42].

Переважна більшість дослідників [39, 82 та ін.] рід Picea поділяє на три секції: секція *Picea* об'єднує європейські і кавказькі (*Picea abies* (L.) Karst., *P. orientalis* (L.) Link), азійські (*P. asperata* Mast., *P. neoveitchii* Mast., *P. polita* Carr., *P. willsonii* Mast., *P. maximowiczii* Reg., *P. bicolor* Mayr., *P. glehnii* Mast., *P. koyammai* Schirasava. та ін.) та північноамериканські (*P. glauca* Voss., *P. mariana* Britt., *P. rubens* Sarg.) види; секція *Casicta* Mayr (північноамериканські *P. sitchensis* Carr., *P. pungens* Engelm., *P. engelmannii* Eneglm. та північно-східноазійські (*P. jezoensis* Carr., *P. likiangensis* E. Pritz.); секція *Omorica* Willk (сербська *P. omorica* (Pancic) Purkyne. та північноамериканська *P. breweriana* S.Wats.). Найдавніші викопні рештки описані як *Picea protopicea* з нижнього олігоцену, —

види з епістоматичними шпильками. Серед сучасних представників смерек з таким типом шпильок є *P. omorica* і *P. jazoensis* (Sieb. et Zucc.) Mast., які належать до третинних середземноморських і субсередземноморських реліктів.

Розвиток роду *Picea* просувався у напрямі формування таксонів з амфістоматичними шпильками, котрі з часом виявилися більш пристосованими до змін екологічних умов, насамперед континенталізації і охолодження клімату. Вважається, що формування таксонів цього типу є характерним для помірного та холодного клімату. Вже у третинному періоді смереки уникали сухих і теплих місць зростань, а з похолоданням клімату наприкінці третинного періоду смерека, яка до того в лісовому покриві Європи не відігравала важливої ролі, стає характерним видом.

На формування і становлення сучасних ареалів видів роду вирішальну роль відіграв льодовиковий період. Палінологічні неогенові і плейстоценові знахідки смереки, яку відносили до *P. abies*, відомі з численних місць Середньої Європи [70, 71, 72]. У плейстоцені, і особливо в інтергляціялах, смерека була поширена по всій Європі, досягала узбережжя Балтики і Південної Британії. Скорочення ареалу *Picea abies* на рівнинній частині розпочалося в одній з інтергляціяльних стадій приблизно 60 тис. років тому [75].

Палінологічні знахідки *Picea omoricoides* (фосилізовані шишки, хвоя і пилок) уперше були описані й визначені як предкова форма *Picea omorica* Ц. Вебером [83]. Пилок *Picea omoricoides* доволі часто знаходили в інтергляціяльних відкладах разом із пилком *Picea abies* у місцях, значно віддалених від сучасного ареалу — передгір'ях Альп, на Фризькому узбережжі та Ютландському півострові [81].

Філогенетично *Picea abies* — молодий вид, що підтверджується численними морфологічними формами і географічними відмінами. Дослідженнями Інституту дендрології ПАН виявлено значну генетичну ґеріоналізацію смереки та встановлено найпродуктивніші її генотипи — популяції північно-східної групи (Польщі, Литви, Латвії, Естонії та Північної Білорусії), а також Карпат (від Румунії до Бескидів Сілезії). Значно нижча продуктивність спостерігалася у популяцій Чесько-Моравської, Південно-Скандинавської і Середньонімецької груп, а найнижча — в Альпійських та Балканських.

Переважна більшість дослідників поділяє смереку на два підвиди: *Picea abies subsp. abies* та *Picea abies subsp. obovata.* [42, 82 та ін.]. На думку Л. Правдіна [26], ще у пліоцені популяції обох видів — смереки європейської і смереки сибірської були територіяльно відокремлені. Аналіз викопного і сучасного матеріялів дає підстави стверджувати, що популяції смереки на заході і сході є аллопатричними. У плейстоцені й особливо в міжльодовикових фазах на стиках міґраційних потоків створювалися умови для інтроґресивної гібридизації, унаслідок чого сформувалися симпатричні популяції *Picea* × *fennica Regel*, *P.* × *uralensis* Tepl., *P. medioxima* Nyl., *P.* × *umarowii* Kaufm. За даними А.Сьродоня [73], у середньому плейстоцені в Центральный і Північній Європі сформувався ліс тайгового типу, в якому істотну роль відігравала *Picea*

obovata. Сучасні ізольовані популяції смереки з шишками типу *obovata* (*P. abies var. alpestris*) у гірських масивах Альп, Судет, Татр розглядаються як реліктові плейтоценового віку [2] або як морфологічні відміни, формування котрих зумовлено умовами, близькими до сибірських [82].

За різними підрахунками в роді *Pinus* L. від 120 до 150 видів, поширених переважно в Північній півкулі. Сосна звичайна разом із *Pinus mugo*, середземноморськими *P. brutia* і *P. halepensis* та східноазійською *Pinus massoniana* належить до секції *Halepensoides* [52]. Сосна вирізняється широким розповсюдженням, значною морфологічною і фізіологічною мінливістю, що дало підстави для виділення численних її рас [25, 46, 77] або підвидів [65]. За П. Свобода [77], реліктові популяції сосни в Українських Карпатах, очевидно, належать до раси *Pinus sylvestris*„*romanica*".

Центром виникнення *Pinus sylvestris* вважають Північно-Східну Азію (Берінгія), звідки на межі третинного і четвертинного періодів вона поширилася по Євроазійському континенту [63]. У Європі найдавніші знахідки *Pinus* відомі з нижнього міоцену й описані Я. Заблоцьким як *Pinus sylvestris miocenica* [85]. На можливість існування єдиної предкової форми секції *Cembra*, котра була роз'єднана плейстоценовим зледенінням (унаслідок чого ізольовано формувались *P. cembra* і *P. sibirica*), вказує А. Сьродонь [68, 69]. У Європі палінологічні знахідки кедрової сосни мало відомі у верхньоплейстоценових, ще рідше пліоцен-плейстоценових відкладах [80].

Найдавніші палеоботанічні знахідки решток *Larix* Mill., датовані раннім міоценом, відомі з місць на р. Омолой в Якутії і описані як *Larix omoloica* Dorof. [7, 8]. На думку П. Дорофєєва, цей вид найбільш наближений до північноамериканського *Larix occidentalis* Nutt., але має ознаки сучасних *L. sibirica* Ledeb. та *L. dahurica* Turcz. У тих самих місцях, але в пізньопліоценових відкладах, В. Сукачовим [29] описано *Larix cfr. sibirica*, яка найближча до предкового виду *L. decidua* Mill.

Центром виникнення модрин В. Сукачов вважав Китай (Червоний басейн), звідки на межі крейди і початку третинного періоду вони проникли в Західну Європу. На межі третинного і четвертинного періодів предкова форма розпалася на три частини: *Larix europaea* DC., найближча до вихідної форми *L. sibirica* Ledeb. і *L. polonica* Racib., яка займає проміжне положення

Приполярне походження роду *Larix* відстоював М. Попов [24], який прийняв і розвивав положення А. Криштофовича [14]. За цими авторами, похолодання клімату в кінці третинного періоду спричинило міґрацію на південь, наслідком чого було утворення *L. decidua* і *L. sibirica*. Цю позицію підтримував Є. Бобров [1, 2], котрий пояснював утворення *L.* × *polonica* Reichb. процесами інтроґресивної гібридизації між *L. decidua* і *L. sibirica*. За Є. Бобровим [1], у голоцені модрина польська була поширена не тільки в Карпатах, а й на рівнинах до Прибалтики.

Найстаріші знахідки пилку і насіннєвих лусок *Abies* Mill. датовані верхньою крейдою Західного Сибіру та раннім палеоценом Північної Америки. У Європі пилок стабільно почали відзначати з пліоцену, хоч поодинокі знахідки відомі з палеогену [48].

На видове розмаїття третинних ялиць вказують численні палеоботанічні знахідки. У верхньоміоценових відкладах В. Шафером [79] виявлено п'ять форм, які названі за сучасними прототипами: *Abies alba*, *A. homolepis* (Японія), *A. nephrolepis* (Сибір і північний Китай), *A. koreana* (Корея) і *A. sclereidea* (очевидно, вимерлий). Автор вказує на існування у третинному періоді єдиного правиду *Abies*, з якого походять сучасні *Abies alba*, кавказька *A. normanniana* (Stev.) Spach та середземноморська *A. cephalonica* Loud. На думку А. Сьродоня [74], ялиця у лісах міоцену відігрівала значну роль. У пліоценових відкладах пилок ялиці стійко утримується на рівні близько 10% у різних районах Європи [43].

За різними авторами в роді налічується 40 [69], 56 [34], 70 [46] видів, формування яких відбувалося протягом 100 мільйонів років. Як за походженням, так і за сучасним поширенням, ялиці є переважно гірськими видами — *Abies religiosa* (H.B.K.) Schlecht. Et Cham, *A. quatemalensis* Rehd. (Гватемала), *A. kawakamii* (Hay.) Ito (Тайвань), *A. delavayi* (Van Tiegh.) Franch. (Південний Китай), *A. pinsapo* Boiss, (Північно-Західна Африка). За винятком рівнинно-гірських *A. sibirica* Ledeb. і *A. balsamea* (L.) Mill., у решти видів (*A. alba*, *A. grandis* Lindl., *A. procera* Rehd., *A. lasiocarpa* (Hook.) Nutt) сучасне поширення на рівнинах є вторинним.

Abies alba разом з *A. nordmaniana* (Stev.) Spach, *A. nebrodensis* (Lojac.) Mattei та *A. cephalonica* Loud належать до секції *Peuce* (D.Don) Spach серії *Albae* (Franco) Franco. *A. alba* — монтанний середньо-південноєвропейський вид, поширений на передгірних рівнинах тільки в північній частині ареалу. В південних гірських системах Європи — Піренеях, Апеннінах, Родопах, Балканах зростає на висотах 800—2000 (2100) м над р. м. [30], 1200—1400 м (1800) у Південних Карпатах [38], 400—1250 м (1560) у низьких Татрах [77], у польських Татрах піднімається до висоти 1400—1450 м.

Вільшняки формувалися у межах поширення неморальних лісів у вологих прибережних екотопах. За походженням вони пов'язані з болотними тіньовими лісами раннього міоцену з *Taxodium*, *Nyssa* та лісовими угрупованнями долин та річкових узбереж з *Platanus platanifolia* (Ett.) E., *Glyptostrobus europaeus* (Brongn.) Heer., *Populus latior* A.Br., *P. Balsamoides* Goepp., *Salix* та ін. У міоцені вже існували самостійні угруповання з *Alnus kefersteinii* (Goepp.) Ung., *A. stenophylla* Sap. et Marion. (близькі до сучасних *A. glutinosa* та *A. incana*). Сучасними представниками цих лісів є *Alnus glutinosa*, *A. incana*, *Athyrium filix-femina*, *Carex riparia*, *Impatiens noli-tangere*, *Matteuccia struthiopteris*, *Humulus lupulus* та ін.

Найдавніші поодинокі знахідки роду *Alnus* Mill. відомі з верхньої крейди, але вже на початку третинного періоду відзначено розмаїття видів і життєвих форм [51, 79, 88]. За С. Мураєм [64] поширені в Карпатах вільхи належать до двох секцій: *Alnus viridis* до секції *Alnobetula* (C.Koch) Murai. підроду *Alnaster*, а *A. glutinosa* і *A. incana* до секції *Glutinosae* Murai підроду *Gymnothyrsus* (Spach) Regel.

Поширення предкової анцестральної форми секції *Glutinosae* в палеогені охоплювало територію від Атлантичного узбережжя Північної Америки до Східного Середземномор'я [31]. До секції належать *A. gluti-*

nosa (Європа, Північна Африка, Мала Азія), *A. barbata* (Кавказ, Мала Азія), *A. serrulatoides* (Японія) і *A. serrulata* (Атлантична Північна Америка). Тільки ареали перших двох видів частково перекриваються на Кавказі, де вільха клейка ценотично заміщується *Alnus barbata* C.A. Mey. Формування *A. glutinosa* відносять до періоду не пізніше міоцену, на що вказує характер поширення, відсутність цього виду в областях з різко континентальним кліматом та осіннього яскравого забарвлення листя, як, наприклад, у беріз, пізній листопад [17]. Для чорновільшняків характерний *Humulus lupulus* L., очевидно, єдиний сучасний представник великої групи міоценових ліан, які зникли у плейстоцені разом із термофільними деревними формами. Подібний за структурою ареал має характерний вид річкових долин *Viburnum opulus* L., оліготипної секції *Opulus* ряду *Opulus* Pojark., до якого також належать *V. sargenti* Koehne (Північна Америка, Далекий Схід і Корея) та *V. trilobum* March. (Північна Америка). В долинорічкових лісах з *Alnus barbata* Колхіди і Талишу характерними компонентами є *Smilax excelsa* L., *Clematis vitalba* L., *Periploca graca* L., *Vitis sylvestris* C.C.Gmel., *Lonicera caprifolium* L., *Humulus lupulus* та *Osmunda regalis* L. — аналога третинного *O. heeri* Gaudin. Водночас у цих лісах зростають типові для долиннорічкових лісів Карпат *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Dryoptetis filix-mas* (L.) Schott, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth., *Carex remota* L. та ін. З річковими долинами Талишу, Східного Закавказзя, Сх. Туреччини й Ірану пов'язане поширення *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth (міоценового аналога *Pterocaria paradisiaca* (Ung.) Iljinskaja.), яка утворює чисті і змішані деревостани з *Alnus glutinosa*, *A. barbata*, *Acer platanoides*, *A. campestre*, *A. laetum*, *Carpinus betulus*. У філогенетичному відношенні *A. glutinosa* є молодим видом, про що свідчать виділення численних підвидів і форм [67, 53, 54].

Описані з неогену Сибіру систематично близькі до сучасної *Alnus viridis* — *A. viridis subsp. fruticosa*, *A. viridis subsp. viridis* і *A. kamtschatica* [5, 22] — вказують на існування предкової євроазійської форми, з якої у Середній Європі утворилась *A. viridis*. На північному сході Європи і в Сибіру її заступає *A viridis subsp. fruticosa* (Rupr.) Nyman, а на Корсіці ендемічна *A. viridis subsp. suaveolens* (Req.) P.B. Ball. Сучасна *A. viridis* відома з численних гірських і рівнинних місць міжльодовикових періодів плейстоцену Європи — Альп [57 та ін.], Голландії [86], передгір'я Татр [71], околиць Червонограду [78] і Варшави [72], Північно-Західної Німеччини [61], де вона була характерним компонентом тундрової рослинности.

Найближчими до *Alnus incana* є північноамериканські *A. rugosa* (Dur.) Spreng і *A. tenuifolia* Nutt. та поширена в Південно-Східному Сибіру, Монголії, Східному Китаї і Японії *A. hirsuta* Turcz.. Ареал вільхи сірої складається з двох частин — на півдні в гірських країнах (Альпи, Карпати, Балкани, Кавказ), а на півночі в бореальній зоні Європейської Росії, Скандинавії і Західному Сибіру. Філогенетично це молодий вид, у межах ареалу відмічались популяції, що мають спільні ознаки з *A. rugosa*, *A. hirsuta* і *A. tenuifolia*. Морфологічна мінливість дозволила виділити

два підвиди: *subsp. incana* і *subsp. kolaensis* (Orlova) A. et D.Löve та біля 70 відмінностей і форм [47].

Fraxinus excelsior L., за М. Поповим [24], є представником гібридогенного арктотретинного роду, переважна більшість видів якого пов'язана з флорою Гінкго. Його розвиток відбувався у третинному неморальному комплексі, а сучасне поширення у річкових долинах є похідним, що пояснюється утворенням вторинних морфобіологічних ознак — пристосуванням до надмірного зволоження, зокрема здатність утворювати поверхневі дисковидні коріння [17]. Систематично й екологічно близький вид *F. manschuriensis* Rupr. поширений у долинах річок Далекого Сходу.

У роді *Fraxinus* L. за різними підрахунками налічується від 60 до 75 видів. Перші критичні опрацювання роду проведені на початку минулого століття [59, 60]. Найповніше монографічне опрацювання роду зроблено Г. Шеллером [66], який встановлює дві секції — *Ornus* (Neck.) DC. і *Fraxinus*. У межах першої секції виділяються дві підсекції: *Ornus*, до якої належить *Fraxinus ornus* L., і *Ornasater*, у другій — підсекції *Dipetalae*, *Pauciflorae*, *Sciadanthus*, *Melioides* і *Bumelioides*. До останньої підсекції належать *Fraxinus excelsior* і *F. angustifolia* Vahl.

Систематика видів ясеню вивчалась давно і ретельно, що, зрештою, не внесло ясности у трактуванні обсягів окремих видів [49, 50, 62 та ін.]. Для Європи окремі автори [57] наводять *F. ornus* L. (який складається з *subsp. ornus*, *subsp. argentea* (Lois.) Jávorka і *subsp. garganica* (Ten.) Hegi.), *F. excelsior*, *F. angustifolia* (з підвидами *subsp. angustifolia* і *subsp. pannonica* Soy et Simon), *F.pallisiae* Willmott і *F. oxycarpa* Willd. Вузькоареальним балканським ендемом вважається *F. pallisiae* Willmott (*F. angu-stifolia subsp. oxycarpa*).

Секція Fraxinus складається з 25 видів, поширених у Європі, Азії і Північній Америці. З усіх ясенів тільки поширений у південно-східній частині США і Гондурасі *Fraxinus caroliniana* Miller [66] має прототипи в міоценовій флорі Карпат — *F. parviifolia* (Gaudin) Iljinskaja. Ареал *Fraxinus excelsior* охоплює Європу від Атлантичного океану до Волги. На півдні вид відсутній на переважній більшості території Іспанії, Південній Італії і Греції, Корсиці, Сицилії і Сардинії, а на півночі — у центральній і північній частині Скандинавії. Азійська частина ареалу охоплює північну частину Туреччини, Кавказ і Закавказзя.

Отже, сучасні лісоутворювачі Карпат сформувалися на різних відтинках третинного періоду. В той час існували складні полідомінантні лісові угруповання, подальший розвиток яких відбувався за векторами дії двох головних чинників: похолодання клімату та орогенезу. Формування сучасних лісів є наслідком тривалої структурної реорганізації та адаптації третинної рослинности, котрі супроводжувалось поступовим випаданням теплолюбних елементів, міґрацією та заміщенням їх видами із сусідніх територій, формуванням сучасних неморальних і бореальних лісових типів. Ценотично пов'язані із сучасними лісами трав'яні, чагарничкові і чагарникові види, здебільшого за віком, очевидно, слід вважати третинними.

ЛІТЕРАТУРА

1. Бобров Е. Г. История и систематика лиственниц. Л.: Наука, 1972. 96 с.

2. Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 186 с.

3. Бондев И., Мишич В. Изменчивость популяций двух видов бука (*Fagus orientalis* и *F. sylvatica susbp. moesiaca*) на территории стыка их ареалов в Восточной Болгарии // Problems of Balkan flora and vegetation. Sofia. 1975. P. 247—263.

4. Долуханов А. Г. Колхидский подлесок. Тбилиси: Мицниереба, 1980. 262 с.

5. Дорофеев П. И. Третичные флоры Западной Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 123 с.

6. Дорофеев П. И. О некоторых проблемах истории флоры // Ботан. журн. 1965. 50, № 11. С. 1509—1522.

7. Дорофеев П. И. Миоценовая флора Мамонтовой горы на Алдане. М.: Наука, 1969. 125 с.

8. Дорофеев П. И. Третичные флоры басейна р. Омолоя // История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972. С. 41—112.

9. Жилин С. Г. Основные этапы формирования умеренной листопадной флоры в олигоцене-раннем миоцене Казахстана // Комаровские чтения. Л.: Наука, 1984. 33. 112 с.

10. Ильинская И. А. Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. Л.: Наука, 1968. 117 с.

11. Ильинская И. А. Fagaceae // Ископаемые цветковые растения СССР. Л.: Наука, 1982. Т. 2. С. 60—73.

12. Колаковский А. А. Ископаемая дендрофлора Кавказа // Тр. Тбил. Ботан. ин-та, 1955. 17. С. 263—297.

13. Колаковский А. А. К истории бука Евразии // Тр. МОИП. Секц. биол. 1960. 3. С. 141—156.

14. Криштофович А. Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во Ан СССР, 1946. Т. 2. С. 21—86.

15. Криштофович А. Н. Развитие ботанико-географических областей Северного полушария с начала третичного периода // Вопросы геологии Азии. М.: Изд-во АН СССР, 1955. Т. 2. С. 824—844.

16. Криштофович А. Н., Байковская Т. Н. Сарматские растения из Амвросиевки в Донбассе // Памяти акад. А. Д. Архангельского. Вопросы литологии и стратиграфии СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. С. 184 —213.

17. Кузьмичев А. И. Гигрофильная флора юго-запада Русской равнины и ее генезис. С.—Петербург: Гидрометеоиздат, 1992. 204 с.

18. Малеев В. П. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Т.1. С. 61—144.

19. Меницкий Ю. Л. Предки и эволюция кавказских и переднеазиатских дубов подсекции Quercus // Ботан. журн. 1969. 54, № 11. С. 1675—1688.

20. Меницкий Ю. Л. Дубы Кавказа. Л.: Наука, 1971. 196 с.

21. Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 134 с.

22. Никитин В. П. Флора Мамонтовой горы по семенам и плодам // Миоцен Мамонтовой горы (стратиграфия и ископаемая флора). 1973. С. 131—194.

23. Пименова Н. В. Сарматская флора Амвросиевки // Тр. Ин-та геол. АН СССР. Сер. Стратиграфии и палеонтологии. 1954. Вып. 8. С. 21—29.

24. Попов М. Г. Очерк флоры и растительности Карпат. М.: МОИП, 1949. 303 с.

25. Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 191 с.

26. Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 176 с.

27. Семериков Л. Ф. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба европейской части СССР и Кавказа). М.: Наука, 1986. 139 с.

28. Стоянов Н. Abies Hill. // Флора на НР България. София: Изд-во на Бълг. Акад. Наук., 1963. 1. С. 150—155.

29. Сукачев В. Н. К исориии развития лиственниц // Лесное дело. Сб. статей. М.— Л.: Новая деревня, 1924. С. 12—44.

30. Сукачов В. Н. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботаника. 1942. Т. 1. № 13. С. 5—17.

31. Черепанов С. К. Система рода *Alnus* s str. и близких к нему родов // Ботан. мат-лы Гербария Ботан. ин-та. 1955. Т. 17. С. 90—105.

32. Шварева Н. Я. Род *Fagus* в нижнесарматских отложениях горы Кортумовой (г. Львов) // Ботан. журнал. 1964. 49, № 4. С. 523—533.

33. Шварева Н. Я. Миоценовая флора Предкарпатья. К.: Наук. думка, 1983. 160 с.

34. Швиденко А. И. Пихтовые леса Украины. Львов: Вища шк. Изд-во при Львов. ун-те, 1980. 192 с.

35. Andreanszky G. Die Flora der sarmatischen Stufe in Ungarn. Budapescht: Acad. Kiado, 1959. 360 s.

36. Beard J. S. Vegetational changes on aging landforms in the tropics and subtropics // Vegetation Dynamics. Dr.W.Junk Publischers, 1974. P. 219—224.

37. Berger W. Studien zur Systematik und Geschichte der Gattung *Carpinus* // Bot. Not. 1953. 1. S. 1—47.

38. Beldie A. Flora şi vegetaţia Munţilor Bucegi. Akad. Repub. Soc. România: Bucureşti, 1967. 578 s.

39. Bobrov E. G. Generis *Picea* historia et systematica // Novit. Syst. Plant. 1970. Vasc. 7. S. 5—40.

40. Boratyńska K. Systematyca i geograficzne rozmieszczenie // Grab zwyczajny. Nasze drzewa Leśne. Warszcawa Poznan, 1983. S. 17—50.

41. Boratyński A., Browicz K., Zielinski J. Chorology of Trees and Shrubs in Greece. Sorus, Poznań/Kornik, 1992. 286 p.

42. Bugała W. Systematyka i geograficzne rozmieszczenie // Biologia świerka pospolitego. Poznań: Bogucki Wydawnictwo Naucowe, 1998. S. 53—63.

43. Chanda S. Untersuchungen zur pliozänen und pleistozänen Floren- und Vegetationsgeschichte im Leinetal und im südwestlichen Harzvorland (Untereichsfeld) // Geol. Jb. 1962. 79. S. 783—844.

44. Czeczott A. Distribution of *Fagus* orientalis Lipsky // Die buchenwälder Europas: Veroff. Geobot. Inst. Rubel in Zurich. Bern; Berlin: Verl. Huber, 1932. Hf. 8. S. 362—387.

45. Czeczott A. Studium nad zmiennością liści buków *F. orientalis* Lypski, *F. sylvatica* L. i form przejsciowych // Rocz. Pol. t-wa dendrol. Lwów, 1933. T. 5. S. 45—121.

46. Gaussen H. Les gimnospermes actueles et Fossiles 7. Genus Pinus, Cedrus et Abies // Trav. Lab. Forest Toulouse. 1964. 11. P. 273—480.

47. Hylander N. Om flikbladiga och Smabladige former av klibbal och graal // Lustgarden. 1957. 37 38. S. 85—119.

48. Ferguson D.K. On the phytogeography of coniferales in the European Cenozoic // Paleogeography, Paleoecology. 1967. 3. P. 73—110.

49. Fukarek P. Différences morphologiques et anatomiques entre le frene commun (*Fraxinus excelsior* L.) et le frêne oxyphelle (*F. angustifolia* Vahl.) // Bul. Soc. Bot. France. 1960. 104, 4/6. P. 192—199.

50. Fukarek P. The latest results of study the range of *Fraxinus angustifolia* Vahl. // Gozd. Vestn. 1971. 29, 6/7. P. 193—201.

51. Furlow J.J. The systematics of the American species of *Alnus* (*Betulaceae*) // Rhodora. 1979. 81. P. 1—121.

52. Jähring M. Beiträge zur Nadelanatomie und Taxonomie der Gattung *Pinus* L. // Willdenowia. 1962. 3 (2). S. 329—366.

53. Yaltirik F. Contributions to the taxonomy of woody plants in Turkey // Notes Roy. Bot. Garden Edinb. 1967. 28,1. P. 9—16.

54. Yaltirik F. A new subspecies and a review of the Turkish *Alnus* // Türk Biyoloji Dergisi. 1970. 20, 1 4. P. 115—121.

55. Jentys-Szaferowa J. The genus *Carpinus* in Europe in the paleobotanical literature // Monogr. Bot. 1958. 7. S. 3—41.

56. Jentys-Szaferowa J., Białobrezka M. Owoce rodzajów *Carpinus* i *Ostria* // Prace Inst. Geol. 1953. 10. S. 5—35.

57. Kárpáti Z. Eine kritisch-taxonomische Übersicht der in Europa wildwachsenden Eschen-Arten und deren Unterarten // Feddes Repert. 1970. 81. S. 171—186.

58. Łańcuca-Ścrodoniowa M. Macroscopic plants remains from the freshwater Miocene of the Nowy Sacz basin (West Carpathians, Poland) // Acta Paleobot. 1979. 20, 1. P. 3—117.

59. Lingelsheim A. Fraxinus L. // Plante Wilsoniana. Cembridge, 1916. 2. P. 258—262.

60. Lingelsheim A. Oleaceae Olioidea Fraxinea // Das Pflancenreich. 1920. IV, 243, Heft 72.— S. 1—65, 115—116.

61. Menke B. Vegetationsgeschichte und Florenstratigraphie Nord-westdeutschlands im Pliozän und Frühquartär // Geol. Jb. 1975. 26. S. 3—151.

62. Miller G. N. The genus *Fraxinus*, the Ashes in North America and North of Mexico // Cornell Agr. Exp.Sta.Mem. 1955. 335. P. 1—44.

63. Mirov N. Biochemical Geography of the Genus *Pinus* // Proceedings of the IX Intern. Botanical. Congres. 1959. P. 265.

64. Murai S. Phytotaxonomical and geobotanical studies on genus *Alnus* in Japan // Taxonomy of whole world species and distribution of each section Cov. Forest Exp. Sta. Bull. (Japan). 1964. 17. P. 1—107.

65. Novák F. Borovice neboli sosna *Pinus* Linné (1753) // Jehličate. Praha, Č. A. V., 1953. S. 129—258.

66. Scheller H. Kritische Studien über die kultivierten *Fraxinus*-Arten // Deutsch. Dendrol. 1977, 69. S. 49—162.

67. Sokołowski A. Platowokorowa forma olszy czarnej (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. f. *corticiformis* Molski) w połnocno-wschodniej Polsce // Roczn. Sekcji Dendr. PTB. 1967. 21. S. 181—185.

68. Środoń A. Rola epoki lodowej w ewolucji roślin // Problemy ewolucjonizmu. 1958. 4. S. 71—77.

69. Środoń A. Zarys historycznego rozwoju szaty roślinnej Polski w późnym glacjale i postglacjale // Szata Roślinna Polski. 1959. 1. S. 513—544.

70. Środoń A. Świerk pospolity w czwartorzędzie Polski // Acta Palaeobot. 1967. 8(2). S. 1—60.

71. Środoń A. O roślinności interstadiału Paudorf w Karpatach Zachodnich // Acta Palaeobot. 1968. 9. S. 1—27.

72. Środoń A. The glacial flora the Saalian age from Gora Kalwaria near Warsaw // Acta Palaeobot. 1974. 15. S. 17—41.

73. Środoń A. Świerk w historii naszych lasów // Świerk pospolity *Picea abies* (L.) Karst. Nasze drzewa łesne 5. Warszawa—Poznań: PWN. 1977. S. 7—19.

74. Środoń A. Jodła pospolita (*Abies alba* Mill.) w historii naszych lasow // Nasze drzewa łesne. Warszawa —Poznań: PWN. 1983. S. 9—38.

75. Środoń A., Tobolski K. Historia świerka w czasach przedholocenskich i w holocenie // Biologia świerka pospolitego. Poznań: Bogucki Wydawnictwo Naucowe, 1998. S. 19—25.

76. Staszkiewicz J. Dolnoreglowe rezerwaty leśne Beskidu Sandeckiego // Ochrona Przyr. 1972. 37. S. 233—262.

77. Svoboda P. Lesni dřeviny a jejich porosty. Praha: Státni Zem. Nakl, 1953. 411 s.

78. Szafer W. Eine Dryas-Flora bei Krystynopol in Galizien // Bull. Inter. d. l'Acad. d. Sc. Cracovie. 1912. 8B. S. 1103—1123.

79. Szafer W. Mioceńska flora ze Starych Gliwic na Śląsku // Inst. Geol., Prace. 1961. 33. S. 1—205.

80. Szczepanek K. Historia limby w Polsce // Limba. Nasze drzewa leśne. Warszawa-Poznań: Panst. Wyd. Nauk., 1971. S. 7—13.

81. Tobolski K. Biostratygrafia i paleoekologia interglacjału eemskiego i zlodowacenia Wisły regionu konińskiego // Przemiany środowiska geograficznego obszaru Konin—Turek. Poznań: UAM. 1991. S. 45—87.

82. Vogellehner D. Phylogenie, Taxonomie und Verbreitung der Gattung *Picea* // Schnidt-Vogt H. Die Fichte. Parey, Hamburg u. Berlin., 1977. 1. S. 1—163.

83. Weber C. A. Über eine omorikaartige Fichte aus einer dem älteren Quartäre Sachsens angehörenden Moorbildung // Englers Bot. Jhrb. 1898. 24. S. 510—540.

84. Whittaker R. H., Woodwell G. M. Evolution of natural communities // Ecosystem Strukture and Function. Oreg. St. Univer. Pres. 1972. P. 137—156.

85. Zablocki J. Tertiäre Flora des Salzlagers von Wieliczka // Acta Soc. Bot. Pol. 1928. 5 (2). S. 174—208.

86. Zagwijn W. H. A macroflora of Holsteinian age from the northern part of the Netherlands // Rev. of Palaeob. And Palynology. 1978. 26. P. 243—248.

87. Zastawniak E. Pliocene leaf flora from Domanski Wierch near Czarny Dunajec (Western Carpathians, Poland) // Acta Paleobot. 1972. 13, 1. P.1—73.

88. Zastawniak E. Sarmatian leaf flora from the southern margin of the Holy Cross Mts. (South Poland) // Prace Muzeum Ziemi. 1980. 33. S. 39—107.

SUMMARY

Andriy MALYNOWSKY

ON GENESIS OF THE FORESTS OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS

By the means of analysis of ecological, systematic and geographic features of modern dominants and analogues of the main tertiary coenoticgenerators the author has determined historical complexes of vegetative covering of the Carpathians. The author considers forming of modern nemorose and boreal forests as a process of prolonged structural reorganization and adaptation of tertiary vegetation accompanied by gradual disappearing of warm-requiring elements, by migration and their displacement for species from adjacent territories.