

ЛАВРОВ В.В.¹, БЛІНКОВА О.І.², МІРОШНИК Н.В.^{2✉}, ІВАНЕНКО О.М.²¹ Білоцерківський національний аграрний університет,

Україна, 09100, Київська область, м. Біла Церква, Соборна площа, 8/1, e-mail: vitaliy.lavrov@gmail.com

² Інститут еволюційної екології НАН України,

Україна, 03143, м. Київ, вул. Ак. Лебедєва, 37, e-mail: elena.blinkova@gmail.com

✉ miroshnik_n_v@mail.ru, ivanenko_mycology@ukr.net, (066) 508-22-90

СИНЕКОЛОГІЧНІ ЗАСАДИ ДІАГНОСТИКИ ТРАНСФОРМАЦІЇ СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНОЇ ОРГАНІЗАЦІЇ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ В АСПЕКТІ ЕВОЛЮЦІЇ

Екосистемна теорія еволюції, засновниками якої є В.А. Красилов, С.М. Разумовський, В.В. Жеріхін [1–4], – це синтез екології та еволюційного вчення Ч. Дарвіна. Головним чинником макроеволюції в екосистемній теорії визнано формування біогеоценозів і біомів, яке за правилом ніш Г.Ф. Гаузе [5] активізує диверсифікацію таксонів [1–4]. Основним завданням еволюційної теорії є визначення швидкості та масштабу перетворення генетичної інформації залежно від філоценогенетичних процесів, тобто з'ясування закономірної зміни (еволюції) екосистем різного рівня [1–4, 6]. Послідовники екосистемної теорії розглядають еволюцію як процес створення екологічних ніш [7–9]. У цьому контексті варто зупинитися на еволюційних процесах у лісових екосистемах, оскільки саме ліси завдяки великій біомасі, ємності, пертиненційності, тривалості життєвого циклу та складності структури є найвпливовішим природним компонентом у регулюванні потоків речовини, енергії та інформації, у підтриманні природного стану наземних екосистем біосфери, їх біорізноманіття, структурних взаємозв'язків, функцій та механізмів взаємодії [10–17].

В умовах постійного зростання антропогенного навантаження на природне довкілля все актуальнішими стають дослідження трансформації структурно-функціональної організації лісових екосистем у некогерентному еволюційному аспекті. Відбуваються послаблення та порушення екосистемних зв'язків, адаптацій популяцій екосистеми, зміна їх стійкості та продуктивності, прискорюються еволюційні темпи розвитку за впливу людини, що призводить до деструкції та фрагментації лісового покриву, погіршення умов існування біоти, зростання інших екологічних ризиків у ландшафтах [14–22]. Попри численні дослідження, досі в науковій літературі недостатньо висвітлено проблему діа-

гностики антропогенної трансформації лісових екосистем на синекологічному рівні за фіто- та мікокомпонентами, не вирішеною залишається проблема міждисциплінарного погодження методологічних (парадигмальних) засад застосування ландшафтно-екосистемного підходу до дослідження лісових екосистем, а також реалізації міжвідомчо гармонізованого управління лісовими ресурсами та супутніми екологічними загрозами [14, 15, 21, 22]. Відкритим залишається й питання адаптивної стратегії чужорідних видів рослин і грибів у трансформованому середовищі [23]. Не повною мірою досліджені питання механізмів і напрямів динаміки у часі і просторі лісових консорцій [24–26].

Отже, з одного боку, методичні підходи в екологічних дослідженнях відрізняються масштабом охоплення структурно-функціональних компонентів екосистеми та неоднаковою глибиною їх опрацювання. З іншого, стосуються здебільшого систематики біоти з недостатньою увагою до середовища її існування. Це іноді призводить до отримання неповної і навіть некоректної інформації, особливо в умовах впливу на лісову екосистему комплексу чинників різного походження, інтенсивності, адресності дії та небезпеки. Тому метою дослідження було сформулювати синекологічні засади діагностики антропогенної трансформації лісових екосистем у контексті їх еволюційного розвитку.

Матеріали і методи

Інформаційною основою були результати аналізу та синтезу наукової літератури, у т.ч. власних досліджень з питань антропогенної трансформації структурно-функціональної організації лісових екосистем в аспекті еволюції. Застосовано теоретичні методи системно-структурного, ретроспективного та порівняльного аналізу, міждисциплінарного, екосистемного підходів,

а також спеціальні методи лісознавства, синекології, ландшафтної екології та мікології [27].

Результати та обговорення

Системні дослідження зазначених вище проблем в Україні лише розпочинаються, наявні напрацювання стосуються: фітоіндикації антропогенної трансформації лісових екосистем та їх моніторингу; дослідження мікологічного компонента лісових екосистем як біоіндикатора їхніх змін; адаптації чужорідних та аборигенних видів рослин до трансформованих умов; методології збалансованого використання лісових ресурсів. Науково-методичною основою цієї діяльності є лісова екологія (лісознавство) та типологія. Аналіз літератури показав, що прояви антропогенних змін лісів розподіляються в їх просторі за рівнями організації життя специфічно. Інтегральний ефект трансформації лісових екосистем різною мірою залежить від: типу або природи чинників; їх співвідношення, інтенсивності та режиму впливу у структурі комплексної дії; структурного компонента чи функції, яким є загроза; типу лісової екосистеми, її генезису, структури, біологічної стійкості, що істотно зумовлено ступенем відповідності її біоти певному екотопу, відмінності будови екосистеми та її розвитку від природного еталону (корінного типу лісу) [10, 19–21, 27]. Тому для коректної оцінки таких змін екосистеми необхідне застосування синекологічного підходу до вибору методів наукового пошуку з урахуванням ефектів нейтралізації, суматції, синергії та емерджентності. Слід прагнути до максимально адекватного віддзеркалення особливостей структурно-функціональної організації екосистем за певних умов їх розвитку. Проте певною перешкодою для аналізу і синтезу інформації є відмінності різних систем класифікації лісів. Зупинимося на них детальніше.

Особливості формування й еволюції взаємозв'язків лісової екосистеми з комплексом екологічних чинників покладено в основу різноманітних методів класифікації лісової рослинності, але по-різному. Так, в основу домінантної класифікації покладено таксони, орієнтовані на особливості домінування видів – формації (виділення угруповань з одним домінантом) та асоціації (угруповання на основі домінування в різних ярусах). Цей підхід до класифікації лісової рослинності ґрунтується лише на системі стійких морфологічних ознак, він не враховує функції екотопу та може бути застосованим лише для лісового покриву з високим ступенем дискретності. Він

суттєво ускладнює діагностику антропогенної та природної трансформації лісової екосистеми, оскільки відволікає увагу дослідника від головних аспектів – розподілу різних ефектів змін за рівнями організації життя в екосистемі. На відміну від домінантної класифікації, еколого-флористичний підхід за Ж. Браун-Бланке ґрунтується на виділенні угруповань за подібністю флористичного складу, який відображає екологічні умови і певну стадію сукцесії [28, 29]. Загалом, він є універсальним, оскільки має розвинену методологію, ієрархію класифікаційних одиниць та чіткі правила номенклатури. Хоча слід погодитися з певною «умовністю і суб'єктивізмом виділення рослинних синтаксонів» за цим методом [30]. За дотримання засад біогеоценологічної типології лісів [13] надто зростає різноманітність інформації та відбувається відрив від базового положення – ступінь біологічної стійкості екосистеми залежить від відповідності її біоценозу певному екотопу. В аналізі необхідно охоплювати усі існуючі типи лісу, у т.ч. похідні, різні проміжні типи певних сукцесій лісової рослинності, в яких структурно-функціональна організація екосистем змінена не тільки антропогенними чинниками, а є інтегральним результатом їх взаємодії з природними чинниками розвитку фітоценозів за певним напрямом. На нашу думку, для глибшого розуміння синекологічних аспектів формування та розвитку причинно-наслідкових зв'язків між компонентами лісової екосистеми у процесах різних сукцесій, а також для об'єктивної діагностики трансформації конкретної екосистеми доцільно оцінювати ступінь відхилення її структурно-функціональної організації від корінного типу лісу – моделі, в якій біоценоз (насамперед тип деревостану-едифікатора) найбільше відповідає типу лісорослинних умов (екотопу) [10, 11, 21]. У цьому контексті перспективною є генетична за змістом українська лісівничо-екологічна типологія лісів, витоки якої сягають початку ХХ ст. [11, 16, 31].

Лісова екосистема впродовж усього періоду еволюційного розвитку фіксує різноякісну синекологічну інформацію на усіх рівнях організації життя, у т.ч. на рівні екосистеми лісового ландшафту, водозбору, формуючи генопласт, який поєднує генофони усіх видів та популяцій, взаємодію між ними та з середовищем існування [17]. Наразі колообіги речовини та енергії в лісовій екосистемі вже кількісно та якісно описано в лісознавстві [10–16], а також екосистемології [17]. В цілому, методологія діагности-

ки змін у структурно-функціональній організації лісової екосистеми уже добре розвинена, що потребує уміння вибрати ефективні методи: за певними структурними компонентами екосистеми; рівнями організації життя; функціями екосистем (продуктивною, регуляційною, захисною, едифікаторною та ін.); між- та внутрішньопопуляційними взаємозв'язками; екологічними режимами зміни середовища; акумуляцією техногенних речовин у ґрунті та біоті; типами та напрямками сукцесій; за колообігом речовин і енергії в екосистемі та ландшафті тощо. Дослідниками доведено, що трансформацію лісової екосистеми доцільно оцінювати через інтегральну її реакцію на зміни умов – за показниками структури, продуктивності та біологічної стійкості [10, 21]. На засадах порівняльної екології слід виявити «слабку ланку (функцію чи компонент) екосистеми» і за принципом емерджентності вибудувати систему причинно-наслідкових зв'язків «чинник – ефект впливу» в межах певного рівня організації життя та між вищими і нижчими рівнями. Ефективним є метод екологічного профілювання за градієнтом зміни досліджуваного чинника на ідентичному фоні середовища. Діагностика трансформації лісової екосистеми має починатися з коректного визначення таксону фізико-географічного районування, лісової типології та місцезнаходження екосистеми у рельєфі. Доцільно враховувати ретроспективу та прогноз взаємозалежної динаміки структурних елементів певного ландшафту, функціонально пов'язаних підсистем ландшафтно-ї екосистеми [17], екосистеми водозбірної басейну [15]. Успішність дослідження істотно залежить від коректності вибору біоіндикаторів – природних елементів певної екосистеми на рівні її ознак, органів, організмів, видів, угруповань [21]. Це індикатори попередження (на межі ареалу або в екстремальних умовах), детектори (індикатори типів лісу), ключові індикатори (адвентивні, рудеральні, інтродукційні види) та індикатори значної деградації (види різних категорій охорони). Вибрані індикатори доцільно розділяти на пасивні (реагують на зміну умов певними ознаками) та активні (поява або зникнення в певних умовах). Проблеми лісової екосистеми добре характеризувати екологічними ризиками або загрозами. Їх якісна експертна оцінка сприятиме зниженню потенційної небезпеки лісовим екосистемам і залежним від них іншим системам, розробці програм збалансованого розвитку територій.

Отже, враховуючи тенденції розвитку методології синекологічних досліджень, слід погодитися, що доволі інформативними діагностичними показниками порушення стану лісових екосистем є характеристика найчутливіших видів та найуразливіших їх функцій, а також видів-едифікаторів, лісоутворювачів, детермінантів консорцій та основних представників їхніх центрів, ключових учасників симбіозу, мутуалізму, коадаптації та інших еволюційно сформованих системних зв'язків (прямих і опосередкованих; енергетичних і неенергетичних тощо), адвентивних видів. У різних природних умовах України, рівнинних і гірських, фітоіндикацією на екосистемному рівні нами було виявлено низку методичних особливостей діагностики антропогенної трансформації лісових екосистем залежно від їх структурних компонентів [21, 32].

Здійснений в аспекті коеволуції аналіз консортивних зв'язків деревних рослин та ксилотрофних грибів показав, що найвагомішими критеріями характеристики трансформації природних лісів є: неоптимальний склад фітоценозу відносно екотопу; відсутність крупномірного відпаду; незадовільний фітосанітарний стан деревостану та його зрідження; зменшення зімкненості намету. Зазначені порушення в сукупності призводять до змін екологічних режимів лісового середовища, які спричиняють структурні зміни коадаптивної системи деревних рослин та ксилотрофів. Одержані результати дослідження організації консорцій (мероконсорція, холоконсорція, популяційна консорція, сінузіальна консорція) дали змогу виявити основні закономірності і функціональні особливості коеволуційної динаміки розвитку деревних рослин та ксилотрофних грибів: ксилотрофічний комплекс є невід'ємним компонентом лісової екосистеми, він має відповідну морфологічну, екологічну будову та формується разом з деревними рослинами за законами спільної динаміки розвитку; видова, систематична, трофічна, просторова структури ксилотрофних грибів природних лісів є збалансованими та відображають параметри розвитку, стану лісів, що свідчить про єдність, взаємозв'язок компонентів на всіх ієрархічних рівнях; структури ксилотрофічного комплексу напівприродних та модифікованих лісів відображають тільки фітосанітарну та вікову структури деревних рослин, тісного зв'язку з віталітетом едифікатора не виявлено; сформовані консорції *Quercus*-ксилотрофічних комплексів незалежно від умов місцезростань є діагностичними ознаками останніх

стадій рекреагенної дигресії; консорції *Acer*-кисломікокомплексів є діагностичними ознаками на всіх стадіях рекреагенної дигресії. Тому для поглиблення розуміння коеволуційної динаміки розвитку консорцій ми пропонуємо до системи діагностичних показників визначення ступеня антропогенної трансформації лісів додати стан консортивних зв'язків між рослиною-едифікатором та грибом-кислототрофом [33].

Висновки

Таким чином, найчутливішими до антропогенного впливу структурно-функціональними компонентами лісових екосистем є (у міру зниження чутливості): трав'яний ярус, лісова підстилка, поверхня ґрунту, молоді рослини природного поновлення лісу, підлісок, материнський деревостан, консорції деревних рослин та кисломікобіонтів. Кожний структурний компонент екосистеми має певний перелік діагностичних кумулятивних показників. Вибір пріоритетних цінностей, які мають бути в центрі уваги дослідника, та відповідних показників наукового пошуку залежить від «паспортних даних» певних лісових екосистем: їх функціонального призначення, категорії лісів, типу лісу, інших лісівничо-таксаційних показників, стану ґрунту тощо.

Для ретроспективного аналізу, визначення етапу розвитку екосистеми, прогнозу та оцінки тренду її динаміки (крім структури фітоценозу та фітоіндикації стану екотопу) інформативними є зміни зв'язків між елементами біоти і зміни напрямів сукцесії.

Практика показала, що лише на синекологічному рівні та на засадах генетичної, лісівничо-екологічної типології й лісознавства можна коректно виявити та оцінити причини і механізми трансформації лісів, розподіл чинників і наслідків у часі та просторі. Система лісознавчих синекологічних методів дослідження є фундаментальною основою для одержання таких результатів: ідентифікації класифікаційного типу лісової екосистеми; з'ясування її місця у просторі (ландшафті) та часовому тренді розвитку (сукцесії); визначення передумов і перспектив (напрямів, сценаріїв) її розвитку; пояснення механізмів і наслідків її змін; прогнозу майбутньої структурно-функціональної організації екосистеми, тенденцій змін її стану, стійкості та продуктивності. Це дає можливість розробляти коректні кількісно-якісні матриці причинно-наслідкових зв'язків, що характеризують динаміку лісових екосистем за різних типів сукцесії.

ЛІТЕРАТУРА

1. Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. – М.: Наука, 1981. – 231 с.
2. Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. – 138 с.
3. Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. – М.: Наука, 1989. – 264 с.
4. Жерихин В.В. Генезис травяных биомов // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. – М.: Недра, 1994. – С. 132–137.
5. Гаузе Г.Ф. Борьба за существование. – Ижевск: Ин-т компьютерных исслед., 2002. – 160 с.
6. Левченко В.Ф. Модели в теории биологической эволюции. – СПб.: Наука, 1993. – 384 с.
7. Старобогатов Я.И. О соотношениях между микро и макроэволюцией // Дарвинизм: история и современность. – Л.: Наука, 1988. – С. 138–145.
8. Заварзин Г.А. Становление биосферы // Вестник РАН. – 2001. – 71, № 11. – С. 988–1001.
9. Расницын А.П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоценотические кризисы. – М.: Наука, 1987. – С. 46–64.
10. Мигунова Е.С. Леса и лесные земли (количественная оценка взаимосвязей). – М.: Экология, 1993. – 364 с.
11. Мигунова Е.С. Типы леса и типы природы. Экологические взаимосвязи. – Германия: Palmarium Academic Publishing, 2014. – 295 с.
12. Пастернак П.С. Лісові ґрунти Українських Карпат. – Ужгород: Карпати, 1967. – 171 с.
13. Сукачѳ В.Н., Дылис Н.В. Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука, – 1964. – 567 с.
14. Фурдичко О.І., Гладун Г.Б., Лавров В.В. Ліс у Степу: основи сталого розвитку / За наук. ред. акад. УААН О.І. Фурдичка. – К.: Основа, 2006. – 496 с.
15. Фурдичко О.І., Лавров В.В. Лісова галузь України у контексті збалансованого розвитку: теоретико-методологічні, нормативно-правові та організаційні аспекти: монографія. – К.: Основа, 2009. – 424 с.
16. Морозов Г.Ф. Учение о лесе. – М.: Гослесбумиздат, 1949. – 455 с.
17. Голубець М.А. Екосистемологія. – Львів: Поллі, 2000. – 316 с.
18. Коршиков И.И. Адаптация растений к условиям техногенно загрязненной среды. – К.: Наук. думка, 1996. – 238 с.
19. Бессонова В.П. Влияние тяжелых металлов на фотосинтез растений. – Днепропетровск, 2006. – 208 с.
20. Бондарук М.А., Лавров В.В. Оцінка методів фітодіагностики та прогнозування антропогенних змін екологічних режимів на прикладі лісових екосистем // Биологический вестник ХГУ. – Харьков, 2001. – № 3. – С. 101–106.
21. Лавров В.В. Системний підхід як методологічна основа для оцінки і зменшення загроз біорізноманіттю України (лісові екосистеми) // Оцінка і напрямки зменшення загроз біорізноманіттю України / [О.В. Дудкін, А.В. Єна, М.М. Коржнев та ін.]; відп. ред. О.В. Дудкін. – К.: Хімджест, 2003. – С. 156–272.

22. Лавров В.В. Методологія сталого розвитку лісової галузі України: теорія і практика: автореф. дис. ... док. с.-г. наук: спец. 03.00.16 «Екологія». – К., 2009. – 44 с.
23. Бурда Р.И. Антропогенная трансформация флоры / Отв. ред. Е.Н. Кондратюк, АН УССР Донецкий ботанический сад. – К.: Наук. думка, 1991. – 168 с.
24. Царик Й.В., Царик І.Й. Консорція як загальнобіотичне явище // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. – 2002. – Вип. 28. – С. 163–169.
25. Стороженко В.Г. Устойчивые лесные сообщества. – М.: Гриф и К, 2007. – 193 с.
26. Арефьев С.П. Системный анализ биоты дереворазрушающих грибов. – Новосибирск: Наука, 2010. – 260 с.
27. Воробьев Д.В. Методика лесотипологических исследований. – К.: Урожай, 1967. – 388 с.
28. Александрова В.Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в различных геоботанических школах. – Л.: Наука, 1969. – 275 с.
29. Миркин Б.М. История и концептуальные установки классификации растительных сообществ с использованием подхода Браун-Бланке // Актуалистические основы палеогеоботаники. – *Lethaea rossica*, 2014. – 9. – С. 21–34.
30. Гиляров А.М. Экология в поисках универсальной парадигмы // *Природа*. – 1998. – № 3. – С. 73–82.
31. Воробьев Д.В. Типы лесов Европейской части СССР. – К.: Изд. АН УССР, 1953. – 452 с.
32. Blinkova O. Analysis of synergies between the vegetation cover and the intensity of outwash in mountain conditions // *Ecology and noospherology*. – 2015. – 26, № 1–2. – P. 66–74.
33. Blinkova O., Ivanenko O. Co-adaptive tree vegetation system of wood-destroying (xylotrophic) fungi in artificial phytocoenoses, Ukraine // *Lesnický časopis – Forestry J.* – 2014. – 60, № 3. – P. 168–176.

LAVROV V.¹, BLINKOVA O.², MIROSHNYK N.², IVANENKO O.²

¹ *Bilotserkivskyy National Agrarian University,*

Ukraine, 09100, Kiev region, Bila Tserkva, Cathedral Square, 8/1, e-mail: vitaliy.lavrov@gmail.com

² *Institute for Evolutionary Ecology of Natl. Acad. Sci. of Ukraine,*

Ukraine, 03143, Kyiv, Lebedeva str., 37, e-mail: elena.blinkova@gmail.com, miroshnik_n_v@mail.ru

SYNECOLOGICAL PRINCIPLES OF DIAGNOSTICS OF TRANSFORMATION OF STRUCTURAL AND FUNCTIONAL ORGANIZATION OF FOREST ECOSYSTEMS IN THE EVOLUTIONARY ASPECT

Aim. Methodological approaches in forestry studies differ in analysis of structural and functional components of ecosystems. This leads to receiving incomplete information, under the terms of influenced ecological factors. **Methods.** Theoretical methods of system-structural, retrospective and comparative analysis were combined with special methods of forestry, synecology, mycology. **Results and conclusions.** The system of synecological methods is the basis of identify of the classification type of forest ecosystem; clarification of place in landscape and time trend of succession; determine the conditions and prospects of its development; explain the mechanisms and consequences of change stability and performance. Diagnostic indicators of violation of forest ecosystems are analysis of sensitive species, ecosystem engineer species, forest-forming species, determinants of consortiums, forms of symbiosis, co-adaptation interrelations, alien species.

Keywords: synecology, forest ecosystem, structural and functional components, indicators.