

МІРОШНИК Н.В.¹✉, ТЕРТИЧНА О.В.²¹ ДУ «Інститут еволюційної екології НАН України»,
Україна, 03143, м. Київ, вул. Ак. Лебедева, 37, e-mail: miroshnik_n_v@mail.ru² Інститут агроекології і природокористування НААН України,
Україна, 03143, м. Київ, вул. Метрологічна, 12, e-mail: olyater@ukr.net
✉ miroshnik_n_v@mail.ru, (066) 508-22-90**ЕВОЛЮЦІЙНІ АСПЕКТИ ЗМІН РОСЛИННОГО ПОКРИВУ ЛІСОВОЇ ЕКОСИСТЕМИ**

Розвиток теорії еволюції екосистем та біосфери в цілому, запропонованої В. А. Красиловим (1981), С. М. Разумовським (1986), В. В. Жеріхіним (1994), О. О. Протасовим (2012), зараз проходить процес уточнення понять, елементаризації екосистемних підходів для розмежування визначень макро- і мікроеволюції на екосистемному рівні для глибшого розуміння рушійних сил розвитку і структури екосистем [1–3].

Поняття розвитку у вивченні рослинності ґрунтується на теорії Ф. Клементса (1916) про «сукцесії» – уявленні про розвиток угруповань від початкових, піонерних, до заключних, клімаксових, стадій [3]. На думку В. В. Жеріхіна [4], слід відрізняти еволюцію угруповання і сукцесію, яка є повторюваним, запрограмованим процесом зміни угруповань. За О. О. Протасовим [2], відмінність між сукцесійним процесом і еволюцією полягає в тому, що сукцесія призводить екосистему до стану клімаксу, без формування кризових ситуацій, характерних для розвитку еволюційної системи. Я. П. Дідух [3] підкреслює, що сукцесії разом із зовнішніми чинниками є одними зі складових елементів і еволюційних факторів, які спрямовують і визначають темпи розвитку, тобто векторизують процес еволюції за короткий період. В екологічній сукцесії, онтогенезі екосистем існує подібна до еволюційної система розвитку: від «ембріона» біогеоценозу [5] до клімаксу екосистема проходить ряд стадій, станів, які ми і можемо спостерігати в той чи інший момент [2]. Наразі сукцесія постає як процес у тривимірній системі координат: розвитку у часі, просторі і послідовній зміні угруповань (біогеоценозів, екосистем). Процеси сукцесії й еволюції керовані одними і тими ж рушійними силами [1–3, 5] – природним добром, ізоляцією, боротьбою за існування та ін., але результат їх різний, оскільки дія векторів сил прикладена у різних на-

прямах та до різних структурних компонентів екосистем.

Отже, місце, роль, направленість сукцесій у процесі еволюції екосистем потребує подальших досліджень та уточнень, як і багато інших «білих» плям у теорії еволюції екосистем. У цьому аспекті доцільно зупинитися на еволюційних процесах у лісових екосистемах, оскільки саме вони, завдяки великій біомасі, ємності, тривалості життєвого циклу та складності структури і взаємозв'язків, є найвпливовішим природним компонентом у регулюванні потоків речовини, енергії та інформації, у підтриманні природного стану і функціонування наземних екосистем біосфери (Г. Ф. Морозов, 1949; П. С. Пастернак, 1967; Е. С. Мигунова 1993; М. А. Голубець, 2000; О. І. Фурдичко та ін., 2006). Оскільки інформація про ліси Черкаського бору за останні 2 століття є у вільному доступі, тому метою дослідження було вивчити еволюційні аспекти змін рослинного покриву лісової екосистеми Черкаського бору (сукцесії).

Матеріали і методи

Використовували загальнонаукові методи аналізу друкованих джерел та власні дослідження [6, 7] антропогенної трансформації структурно-функціональної організації лісових екосистем в аспекті еволюції. Застосовано теоретичні методи екосистемного підходу, ретроспективного та порівняльного аналізу, спеціальні методи лісознавства, синекології, ландшафтної екології. Типи екологічних стратегій описували за схемою Л. Г. Раменського–Дж. Грайма [8–10].

Результати та обговорення

Черкаський бір (ЧБ) – найбільший природний лісовий масив *Pinus sylvestris* L. у Лісостепу Правобережної України площею 20 тис. га, що входить до зеленої зони м. Черкас, має велике природоохоронне та історико-культурне зна-

чення як ключовий елемент національної екомережі, проєктований національний природний парк [7].

За результатами досліджень [11–15] флористичний склад та структура рослинних асоціацій ЧБ упродовж останніх двох століть змінювалися під інтенсивним впливом комплексу антропогенних факторів: економічно орієнтованого ведення лісового господарства і хижачьких рубок у XVIII ст. – на початку XX ст., надмірного рекреаційного навантаження; аеротехногенного забруднення з середини XX ст. – початку XXI ст. Створення Кременчуцького водосховища (ВСХ) та осушення заплави р. Тясмин у 1960-х рр. спричинило порушення гідрологічних умов ландшафту [16]. У цих умовах трансформація лісової екосистеми ЧБ відбувається у трьох основних, відмінних за суттю і динамікою, напрямках: 1) змінюється хімізм лісового середовища; 2) знижується зімкненість едіфікатора лісового фітоценозу – деревостану, що зумовлює зміну радіаційних та гідрологічних умов під наметом лісу; 3) порушується гідрологічний режим едатопа [6, 15].

Забруднення атмосфери викидами Черкаської промислової агломерації з 1960-х рр., ведення лісового господарства і рекреаційне використання лісів впливають на різні структурно-функціональні компоненти лісових екосистем відповідними механізмами, які вирізняються у просторі і часі. Фітотоксиканти діють на лісову екосистему прямо і опосередковано: пошкоджують нестійкі види, призводять до зрідження деревного намету, спричиняють деградацію лісових екосистем через зміну екологічних умов і пошкодження її елементів, 70 % лісового масиву ЧБ зазнає кислотно-лужного впливу промислових емісій [15]. Ці зміни прискорює рекреаційна деградація (витоптування рослин і ґрунту, пожежі) [6, 15]. Забруднення і рекреаційне навантаження зумовили зміну трав'яних угруповань соснових лісів на злаково-рудеральні та їх ксерофітизацію [6, 17].

Здійснений нами ретроспективний аналіз вказує на те, що домінантні чинники інтенсивного впливу людини на ЧБ змінювалися у часі. За даними лісотипологічної експедиції до ЧБ [14] та інших дослідників [13], видно, що на початок XX ст. у суборовому комплексі ЧБ росли високопродуктивні листяно-соснові деревостани, був поширений корінний тип лісу – дубово-сосновий субір (В₂ДС), двох'ярусні дубово-

соснові насадження I бонітету з повнотою 0,5–0,7. *Quercus robur* L. у другому ярусі мав повноту 0,5 і у віці 80–100 років сягав у середньому 18–21 м висоти при 22 см у діаметрі. Третю частину надзаплавної тераси покривали соснові деревостани з другим ярусом із *Q. robur*. У понижених та багатших трофотобах цієї тераси росли складні за будовою соснові насадження з листяним ярусом із *Q. robur*, *Carpinus betulus* L., *Tilia cordata* Mill., *Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L. і, місцями, у третьому ярусі з *Acer tataricum* L. та підліском із *Corylus avellana* L., а дубовий ярус мав висоту до 29 м і досягав 2/3 висоти основного намету. Найвищі у рельєфі та найбідніші елементами живлення місцеположення займали сосняки з дубовим підліском. У приузлісній смузі росли також *C. betulus*, *T. cordata*, *A. tataricum*, *C. avellana*. Оскільки навіть у понижених місцеположеннях суборових едатопів у ЧБ домінувала *Pinus sylvestris* L., лісове господарство вели з орієнтацією на цей вид, поступово вибираючи із деревостанів *Q. robur*. Тимчасові дубові типи лісу, що виникали після суцільних санітарних рубок, з часом замінювали на соснові. Внаслідок ведення лісового господарства більшість описаних масивів замінили монокультури *P. sylvestris*, які продовжують деградувати за зниження властивої їм біологічної стійкості. Простір, що звільняється при цьому, займають лабільніші, пластичніші трав'яні та чагарникові ценози нелісових типів і перехідних екотонів між екосистемами «ліс», «агроугіддя», «урбо-екосистема». Типово лісові евтрофні мезофіти поступаються місцем світлолюбним мезотрофним мезоксерофітам, тобто спостерігається остепніння (ділянок В₂, В₁, що тяжіють до агроландшафтів) чи олуговіння (вологих едатопів, ближчих до заплави р. Тясмин). Це зумовлено ксерофітизацією лісорослинних умов, збільшенням освітленості під деревним наметом та збагаченням ґрунтів техногенним азотом.

Сучасна рослинність другої мікрозони першого мікротерасного та першого геоморфологічного рівнів ЧБ (за [11]), де в травостой соснових монокультур домінували *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Fragaria vesca* L., *Geranium sanguineum* L. та лісові злаки, змінилася антропогенним комплексом угруповань *Pinetum (sylvestris)-calamagrostidosum (epigei)*, *P. (s.)-agrostidosum (tenui)* та *P.(s.)-chelidonosum (majus)*.

Таксономічна структура рослинності лісової екосистеми відображає її стан та динаміку процесів. Таксономічне різноманіття за 16 останніх років підвищилось зі значними перебудовами структури. Відбулося вселення великої кількості адвентивних видів (їх частка збільшувалася майже вдвічі, з 6,2 до 10 %). Наприклад, у трав'яному ярусі – *Impatiens parviflora* DC., *Stellaria media* (L.) Vill., *Chelidonium majus* L. тощо, з деревних видів – *Acer negundo* L., *Crataegus monogyna* Jacq., *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch. Також інтенсивно розвинулися і збільшилася кількість нітрофілів як у трав'яному ярусі (*C. majus*, *Urtica dioica* L., *Humulus lupulus* L.), так і у підліску (*Swida sanguinea* (L.) Opiz., *Sambucus nigra* L., *S. racemosa* L., *A. negundo* тощо). За цей період помітний розвиток підліску під зрідженим едифікаторним ярусом зумовив значні перебудови у структурі родин та родів.

Оскільки теорія життєвих стратегій – важливий елемент еволюційної екології [8, 18] та співвідношення стратегій рослин може відобразити картину розподілу ресурсів між найважливішими життєвими функціями організму – підтриманням життєдіяльності, виживанням, ростом і розмноженням для забезпечення максимальної пристосованості, – нами було визначено життєві стратегії рослин ЧБ. Співвідношення стратегій вказує на зростання турбуючих чинників (аеротехногенного забруднення ґрунтів та зміни зволоження внаслідок порушення гідрологічного режиму), оскільки переважають рослини змішаної CS-стратегії (наприклад, *Vicia cracca* L., *C. majus*) та стрес-толеранти (*Geum urbanum* L., *Glechoma hederacea* L.), у яких морфологічний (як пристосування до інтенсивної рекреації та зміни освітлення) і фізіолого-біохімічний (як адаптація до аеротехногенного забруднення та вмісту техногенного азоту у ґрунті) типи реагування на стрес [18]. Переважання цих стратегій вказує на звуження реалізованих екологічних ніш та їх спеціалізації, зниження ступеня диференціації ніш. Виявлено, що домінують види перехідних груп екологічних стратегій (66,7 % рослин), про що свідчить їх пластичність та пристосованість до змінених умов середовища.

Оскільки параметри структури екосистеми можуть слугувати показниками проходження сукцесії [9], то визначення напрямку динаміки рослинності дає змогу прогнозувати подальші зміни екологічних умов і відповідну трансфор-

мацію природної екосистеми. Аналіз екологічних зв'язків у структурі екосистеми ЧБ вказує на збільшення різноманітності елементів угруповань (перебудова таксонів, збільшення видового складу і розвитку підліску), звуження спеціалізації за екологічними нішами, що свідчить про проходження послідовних стадій сукцесії до клімаксу, незважаючи на значний вплив турбуючих чинників. Зважаючи на виявлені види антропогенного навантаження, можна констатувати, що у досліджуваній лісовій екосистемі проходить антропогенна господарсько-техногенно-рекреаційна сукцесія рослинного покриву. Але помітні тенденції до відновлення через постантропогенну сукцесію до корінного свіжого дубово-соснового субору.

Узагальнюючи наявну інформацію щодо ЧБ, бачимо, що зміна рослинних формацій у межах лісового масиву пройшла кілька стадій формування: від корінних переважно дубово-соснових типів лісу *Querceto-Pinetum* на початку голоцену (перша, друга та частково третя мікротераси від болота Ірдинь) через тип *Carpinetum-Querceto-Pinetum* у середньому голоцені до сучасних чистих сосняків *Pinetum* з підліском із *C. avellana*, *A. tataricum* чи без нього та збагаченим трав'яним покривом, де в середині – кінці XX ст. домінували *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth. та ін. [11] (рис.). Антропогенний вплив, у свою чергу, спричиняє зміни рослинності ЧБ за такою схемою: *Pinetum (sylvestris) – ruboso (caesii) – pteridiosum (aquilini)*, або *P.(s.) – coryloso (avellanae) – rubosum (caesii) – P.(s.) – chelidioniosum (majus)* [17]. Подальше збільшення освітленості, підвищення лужності й посилення мінливості зволоження ґрунту визначатимуть напрям сукцесії рослинності ЧБ [17]. Зміни екологічних умов ЧБ, спричинені як прямою дією полютантів на екосистему соснового лісу, так і опосередкованою – внаслідок зрідження материнського намету після посилення дефоліації та елімінації дерев [6], активізують формування перехідних рослинних асоціацій від збідненого біорізноманіття типу лісу в монокультурах *P. sylvestris* до відновлення корінного типу лісу В₂дС.

Загалом розглянуті напрями сукцесійних змін сьогодні відбуваються в різних частинах ЧБ, залежно від їх просторового розміщення у рельєфі, відносно м. Черкас (джерел впливу рекреації, забруднення), а також заплави р. Тясмин і Кременчуцького ВСХ, що зумов-

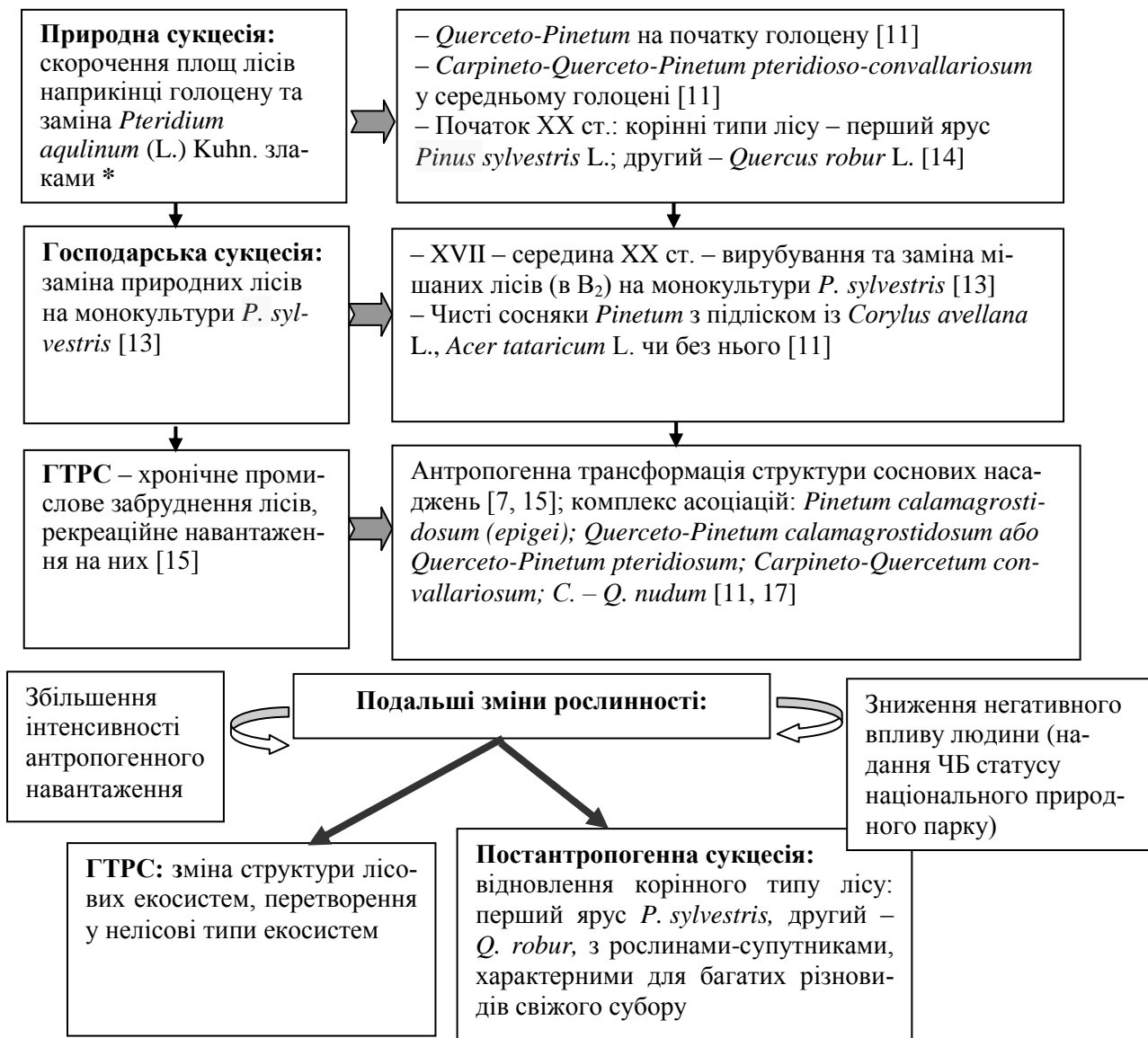


Рис. Особливості перебігу сукцесії рослинного покриву ЧБ (з урахуванням 7, 11, 13–15, 17):
* – *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *C. arundinacea* та *Agrostis tenuis* Sibth., цей процес відбувається й нині;
ГТРС – господарсько-техногенно-рекреаційна сукцесія.

лює певний стан повітря та гідрологічний ре-
жим ґрунтів, збільшення агресивності фітоток-
сичних газів.

Дослідники [11] прогнозують, що пода-
льший розвиток рослинного покриву ЧБ буде
зумовлений зростаючим впливом Кременчуць-
кого ВСХ і здійснюватиметься у протилежному
напрямі, порівняно з початком голоцену, оскі-
льки вологість ґрунту двох нижчих мікротера-
сних рівнів буде зростати й відповідно усклад-
нюватиметься структура їхніх ценозів. Ми вва-
жаємо, що майбутні зміни рослинності ЧБ зале-
жатимуть від того, як зміниться структура чин-
ників негативного впливу на ліси. Якщо поси-

литься антропогенний прес, то буде розвиватися
антропогенна господарсько-техногенно-
рекреаційна сукцесія, що супроводжуватиметь-
ся прискореною деградацією лісових екосистем
через низку проміжних стадій (рис.). Якщо ж
знизиться рівень впливу людини, то рослинний
покрив зміниться шляхом постантропогенної
сукцесії (тенденції змін до якої відбуваються
зараз у рослинному покриві), тобто відбувати-
меться відновлення максимально стійких корін-
них двоярусних насаджень, що є найбільш ба-
жаним для збереження біорізноманіття та стій-
кості екосистеми.

Висновки

Рослинність Черкаського бору в умовах комплексного антропогенного впливу пройшла кілька стадій формування: від корінних типів лісу *Querceto-Pinetum* (природна сукцесія) на початку голоцену через тип *Carpineto-Querceto-Pinetum* у середньому голоцені до сучасних чистих сосняків *Pinetum* з підліском із *C. avellana*, *A. tataricum* чи без нього (антропогенна господарсько-техногенно-рекреаційна сукцесія). В аеротехногенно зріджених сосняках багатих різновидів свіжого субору відновилася тенденція до зворотної постантропогенної сукцесії з перспективою відтворення корінного типу лісу: двохярусного дубово-соснового дерево-стану з характерними рослинами-супутниками. Залежно від положення у рельєфі та відносно джерел екологічних загроз, зміни їх впливу у

часі і просторі, можливі різні сценарії трансформації рослинності – від ускладнення її структури до деградації. З наростанням впливу людини рослинні асоціації можуть змінюватися за сценаріями: 1) внаслідок впливу Кременчуцького ВСХ гіротопи двох нижчих мікротерасних рівнів будуть наростати й відповідно буде ускладнюватися структура їх ценозів; 2) антропогенні зміни спричинять подальшу трансформацію структури екосистем, утворюються асоціації *Pinetum (sylvestris) – ruboso (caesii) – pteridiosum (aquilini)*, або *P.(s.) – coryloso (avellanae) – rubosum (caesii) – P.(s.) – chelidonosum (majus)*; 3) надмірне зростання антропогенного впливу може прискорити господарсько-техногенно-рекреаційну сукцесію у напрямі деградації структури фітоценозів.

Література

1. Яблоков А. В. Об элементаризации экосистемных подходов // Принципы экологии. 2016. – № 1. – С. 24–28. doi: 10.15393/j1.art.2016.5142.
2. Протасов А.А. Структура, эволюция биосферы и возможные пути ноосферогенеза // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2016. – № 3 (9). – С. 256–290. doi: 10.17516/1997-1389-2016-9-3-256-290.
3. Дідух Я.П. Сучасні тенденції змін рослинного покриву та їх дослідження // Наукові записки НаУКМА. Біологія та екологія. – 2011. – Т. 119. – С. 40–45.
4. Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. – М.: Недра, 1994. – С. 13–20, 132–137.
5. Основы лесной биогеоценологии / ред.: В.Н. Сукачев, Н.В. Дылис. – М.: Наука, 1964. – 574 с.
6. Мірошник Н.В. Біологічні особливості лісових екосистем Правобережжя середнього Дніпра в умовах антропогенного впливу: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд.біол. наук: спец. 03.00.16 «Екологія». – К., 2010. – 20 с.
7. Лавров В.В., Мірошник Н.В. Антропогенний вплив на соснові насадження Черкаського бору // Вісник Київського національного ун-ту ім. Т.Шевченка: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2009. – Вип. 22–24. – С. 142–144.
8. Grime J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plant and its relevance to ecological and evolutionary theory // Am. Nat. – 1974. – 111. – P. 1169 – 1194.
9. Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. – Л.: Наука, 1971. – 334 с.
10. Екофлора України / [відпов. ред. Я.П. Дідух]. – К.: Фітосоціоцентр, 2000.– Т. 1. – 480 с.; Т. 2. – 2004. – 480 с.; Т. 3. – 2002. – 496 с.; Т. 5. – 2007. – 584 с.
11. Дідух Я.П., Вольвач Ф.В., Темченко А.М. Еколого-ценогична характеристика Черкаського бору // Укр. ботан. журн. – 1987. – Т. 44, № 6. – С. 68–73.
12. Дідух Я.П., Куземко А.А., Ковтун І.В. Соснові та дубово-соснові ліси Черкасько-Чигиринського геоботанічного району // Рослинність хвойних лісів України: матеріали робочої наради (Київ, листопад 2003 р.). – К.: Фітосоціоцентр, 2003. – С. 80–96.
13. Редько Г.И., Шлапак В.П. Черкасский бор: история, лесонасаждения, использование. – К.: Лыбидь, 1991. – 104 с.
14. Яновский Л. Типологический очерк Черкасского бора // Лесной журнал. – Пг.: Лесное общество, 1915. – Вып. 6–7. – С. 979–1007.
15. Лавров В.В. Повышение устойчивости лесных экосистем в условиях Черкасской промышленной агломерации: автореф. дис. на соискание наук. степени канд. биол. наук: спец. 03.00.16 «Экология». – Днепропетровск, 1994. – 19 с.
16. Лавров В.В., Блінкова О.І., Мірошник Н.В., Грабовська Т.О. Антропогенні зміни екологічних умов фітоценозів долин середніх річок України (на прикладі притоки Дніпра – р. Тясмин) // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. – 2016. – Т. 24, № 2. – С. 501–511. doi: 10.15421/011668.
17. Бондарук М.А., Лавров В.В. Оцінка методів фітодіагностики та прогнозування антропогенних змін екологічних режимів на прикладі лісових екосистем // Биологический вестник. – 2000. – Т. 4, № 1–2. – С. 84–89.
18. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: Учебник. – М.: Логос, 2001. – 264 с.

MIROSHNYK N.¹, TERTYCHNA O.²

¹ *Institute for Evolutionary Ecology of Natl. Acad. Sci. of Ukraine, Ukraine, 03143, Kyiv, Lebedeva str., 37, e-mail: miroshnik_n_v@mail.ru*

² *Institute of Agroecology and Environmental Management of NAAS Ukraine, Ukraine, 03143, Kyiv, Metrological str., 12, e-mail: olyater@ukr.net*

EVOLUTIONARY ASPECTS FOR PLANT COVER CHANGES FOREST ECOSYSTEMS

Aim. Investigation aspects of evolutionary changes in vegetation forest ecosystem Cherkasy Bor (succession). **Methods.** Theoretical methods of system-structural, retrospective and comparative analysis were combined with special methods of forestry, synecology. **Results and conclusions.** In the forest ecosystem of Cherkasy Bor carried out a comprehensive human impact for 2 centuries – aerotechnogenic pollution, recreation and forestry. Described vegetation succession Cherkasy Bor of passage and transformation in space and time. Generally considered areas of succession changes now taking place in various parts of the Bor, depending on the spatial distribution of relief in respect of. Cherkasy (sources of influence recreation, pollution) and the floodplain river Tyasmyn and Kremenchug reservoir. Excessive growth of human influence could accelerate the economic-technological-recreational succession towards the degradation of the structure plant associations.

Keywords: forest ecosystem, structural and functional components, succession.